النقل في النبات



تأليف

د/ محمد بن حمد الوهيبي　　د/ محمد بن عمر باصلاح



جامعة الملك سعود

النشر العلمي و المطابع

النقل في النبات

تأليف

الدكتور
محمد بن حمد الوهيبي
أستاذ فسيولوجيا النبات

الدكتور
محمد بن عمر باصلاح
أستاذ فسيولوجيا النبات

قسم النبات والأحياء الدقيقة
كلية العلوم -جامعة الملك سعود



النشر العلمي والمطابع - جامعة الملك سعود
ص.ب ٦٨٩٥٣ -الرياض ١١٥٣٧-المملكة العربية السعودية

فهرسة مكتبة الملك فهد الوطنية أثناء النشر

الوهيبي ، محمد بن حمد

النقل في النبات، محمد بن حمد الوهيبي؛ محمد بن عمر باصلاح.- الرياض، ١٤٢٤هـ

١٥٢ص، ١٧ × ٢٤ سم

ردمك : ١ - ٥٠٢ - ٣٧ - ٩٩٦٠

١- النبات - وظائف الأعضاء أ- باصلاح ، محمد بن عمر (مؤلف مشارك)

ب- العنوان

ديوي ١ , ٥٨١ ١٤٢٣/٦٠٣٠

رقم الإيداع : ١٤٢٣/٦٠٣٠

ردمك : ١ - ٥٠٢ - ٣٧ - ٩٩٦٠

حكمت هذا الكتاب لجنة متخصصة شكلها المجلس العلمي بالجامعة ، وقد وافق المجلس العلمي على نشره بعد اطلاعه على تقارير المحكمين في اجتماعه السادس عشر للعام الدراسي ١٤٢٢/١٤٢٣هـ، الذي عقد بتاريخ ١٥/٧/١٤٢٣هـ الموافق ٢٨/٤/٢٠٠٢م.

إدارة النشر العلمي والمطابع ١٤٢٤هـ

تقديم

يعد نقل المادة من الأهداف المهمة لجميع الكائنات الحية. والنقل عملية أساسية وضرورية للحياة ولا تعتمد على الظروف الخارجية بشكل أساسي ولكنها تعتمد، وبدرجة كبيرة، على الكائن الحي نفسه؛ إما بالخواص التركيبية حيث تنقل المادة نقلا غير نشيط وإما على خواص فسيولوجية حيث تنقل المادة نقلا نشيطا باستخدام الطاقة. إن المجال هنا هو النقل في النباتات الراقية وليس النقل في جميع الكائنات الحية الأخرى- إن كان هناك فروق أساسية- والتي قد يرد أمثلة منها أو تشبيه أو استطراد لما هو معروف وثابت.

من متطلبات الكائن الحي الذي يقوم بعملية البناء الضوئي: الضوء والماء وثاني أكسيد الكربون وبعض العناصر الضرورية، وهذه المتطلبات موجودة فوق وتحت سطح اليابسة. والسؤال هو كيف يمكن لكائن حي وكبير الحجم وغير متحرك والذي يعيش في مثل هذه البيئة (اليابسة) حل مشكلة الحصول على هذه المتطلبات ومن ثم إيصالها أو إيصال نواتجها إلى جميع أعضاء الكائن (النبات)؟

استخدمت النباتات إستراتيجية بديلة ومتطورة وذات كفاءة عالية بدلا من الانتقال من مكان لآخر- كما هو الحال بالنسبة للحيوانات- وهي تطوير أجزاء من الكائن الحي لتقوم بوظائف تساعده في الحصول على متطلباته وهي المجموع الجذري والمجموع الخضري وتطوير نظام توصيلي يتشعب في جميع أعضاء النبات. يعد النظام التوصيلي مميزا عن طريق الاختلافات الشكلية والوظائف الفسيولوجية بين أجزاء النبات، فالجذور وهي بالطبع تمثل المجموع الجذري تثبت النبات وتمتص الماء والعناصر

الضرورية من التربة -عدا الكربون- وتمثل السيقان والبراعم والأوراق المجموع الخضري حيث ترفع السيقان الأوراق المتخصصة في عملية البناء الضوئي ويقوم النظام التوصيلي (الوعائي) بتوصيل الماء والمعادن إلى الأوراق ويوصل، أيضا، الغذاء المصنع في الأوراق إلى الأجزاء التي لا تصل إليها الإضاءة (الجذور). أما ثاني أكسيد الكربون فيحصل عليه النبات من الجو الخارجي عن طريق الثغور، والتي هي تراكيب تطورت لهذا الغرض من نسيج البشرة. بهذه الإستراتيجية كان نجاح هذه النباتات التي يطلق عليها في مجموعها النباتات الوعائية تمييزا لها عن أسلافها المائية. من هنا، أيضا، كان الاهتمام بدراسة النقل في النبات. إن الهدف الرئيسي هنا هو محاولة شرح العمليات والآراء حول عمليات النقل ومساراتها في نظام معقد مثل النبات الراقي وفي هذه الحالة لا يجب مراعاة آليات النقل منفردة ولكن يجب أن يراعى اعتماد وتعاون وتنظيم هذه العمليات مجتمعة مع بعضها. ولذا لا بد من استعادة ومراجعة المعلومات الأساسية عن طرق وآليات نقل المادة ومساراتها في النبات.

يجب التنويه في هذا المقام إلى أن هناك فرقاً كبيراً بين أهداف علماء فسيولوجيا النبات وعلماء الكيمياء الفيزيائية، فعلماء الفسيولوجيا لا يهتمون بعدم وجود نماذج أو معادلات رياضية لوصف عملية النقل مادام أن هناك معلومات عن موقع عمليات النقل في الخلية أو الكائن الحي وارتباط العملية بتتابع التفاعلات الأيضية؛ بينما علماء الكيمياء الفيزيائية يكتفون بوصف عملية النقل رياضيا تحت ظروف محددة، وببساطة فعلماء الكيمياء الفيزيائية يتبعون النماذج البسيطة وعلماء الفسيولوجيا يدرسون الكائنات متعددة الخلايا وذات النظم النسيجية المعقدة وهذه بالطبع لا توصف بأنها نماذج بسيطة.ويمكن الاستفادة من وجهات النظر في دراسة النقل في النبات بذكر النماذج المبسطة .

المحتويات

الصفحة

الفصل الثالث:مسارات النقل

الفصل الرابع :المواد المنقولة

الفصل الخامس :ملء النسيج التوصيلي

الفصل السادس:آليات النقل في النسيج التوصيلي

الفصل السابع: العوامل المؤثرة في النقل

الفصل الثامن :تدوير وإعادة استخدام المواد

الفصل الأول

آلية انتقال المادة

◎ المقدمة ◎ تدفق الكتلة ◎ تدفق الانتشار ◎ التدفق الأسموزي ◎ التدفق من السائل إلى البخار ◎ التدفق الكهربائي ◎ النقل النشيط

(١,١) المقدمة

تتم حركة المواد ظاهريا من منطقة إلى أخرى بعدة آليات ومنها : تدفق الكتلة والانتشار والتدفق الأسموزي والتبخر (من سائل إلى غاز) والتدفق الكهربائي وهذه كلها تعد آليات فيزيائية. هناك آلية فسيولوجية (حيوية) تحدث في الكائنات الحية وهي النقل النشيط. إن حركة المواد وانتقالها قد تفسر تبعا لبعض القوانين الفيزيائية ولكن الخلايا الحية على درجة كبيرة من التعقيد. ولذا فإن الشرح الموجز التالي لبعض الآليات الأساسية مع ذكر بعض العلاقات الكمية المهمة في حركتها قد تساعد في فهم آلية الانتقال على مستوى الخلية الحية أو النبات كاملا.

(١,٢) تدفق الكتلة

من أبسط الطرق لتحريك الماء السائل أو المحلول أن يوضع تحت ضغط ، ومن هنا فحركة جزيئات المادة (الماء أو الماء وما به من ذائبات ، على سبيل المثال) تكون عن طريق تساوق الموجات وبالطبع يحدث انتشار للجزيئات داخل المجرى ولذا فسرعة بعض الجزيئات أكبر من المعدل والبعض الآخر أقل من المعدل ، إلا أنه في هذا النوع من التدفق تكون حركة كل الجزيئات في اتجاه واحد. يتأثر تدفق الكتلة بالعديد من العوامل

ومنها عامل الاحتكاك. فعلى سبيل المثال، لو أخذت أنبوبة تتدفق عبرها كتلة المادة بمعدل معين وأخذت أنبوبة أخرى وكان مقطع الأنبوبة الأخيرة يساوي نصف ذلك المقطع للأنبوبة الأولى، فإن معدل الحركة عند الضغط نفسه يتضاعف ولكن الضغط على جدار الأنبوبة الأخيرة لا يزداد كما هو متوقع بل يقل وهذا ما يعرف بظاهرة برنويلي Bernoulli، وهذه الظاهرة ذات أهمية في عملية النقل في خشب النبات. بما أن عملية تدفق الكتلة عبارة عن حركة من المناطق المنضغطة إلى المناطق الأخف ضغطا فمن الممكن اعتبار التدفق حركة من منطقة التركيز العالي إلى منطقة التركيز المنخفض، ومن هذه الناحية يمكن مقارنة تدفق الكتلة بتدفق الانتشار (كما سيرد)، والماء والمحاليل تنتقل في الخشب- وهو أحد أجزاء النظام التوصيلي- عن طريق تدفق الكتلة وذلك لوجود ممال لجهد الضغط بين الجذور والمجموع الخضري، ويمكن اعتبار الدوران السيتوبلازمي ظاهرة تدفق كتلة (Kramer, 1969).

(١,٣) تدفق الانتشار

من المعروف أن جزيئات المادة في حالة حركة دائمة نتيجة للاهتزاز الجزيئي- حسب النظرية الحركية- مما يسبب وجود مناطق مختلفة من الضغط في المادة. وتعمل هذه الحركة على خلط الجزيئات عشوائيا حيث يطلق على هذه الظاهرة الانتشار. إذا فالانتشار هو الحركة العشوائية لجزيئات المادة ويمكن التعميم بأن الأمثلة على الانتشار تتضمن التبخر والأسموزية والتشرب، ويختلف الانتشار عن تدفق الكتلة في كون حركة الجزيئات عشوائية في جميع الاتجاهات. وفي المادة النقية ليس هناك محصلة لاندفاع الجزيئات لأي اتجاه معين ولكن عندما توجد مادة أخرى، كقطرة من صبغة في الماء النقي، فإن القطرة تبدو وكأنها تكبر تدريجيا حتى تختفي وهذا مرده إلى وجود اندفاع (تدفق) لجزيئات الماء إلى تلك القطرة بسبب وجود ممال للضغط بين خارج القطرة وداخلها، لأن الماء الداخل يكون روابط هيدروجينية مع جزيئاتها، وهذا النوع من الاندفاع هو ما يعرف بتدفق الانتشار. والتدفق هنا للماء من منطقة تركيزه العالي

إلى منطقة تركيزه المنخفض، وما ينطبق على جزيئات الماء ينطبق أيضا على حركة جزيئات المذاب.

تنتقل المواد من منطقة إلى أخرى حسب فرق جهد المادة، أي من منطقة تركيزها العالية إلى منطقة تركيزها المنخفضة. إن معدل الانتشار للمادة سواء في الحالة الغازية أو الحالة السائلة يمكن حسابها من قانون فيك Fick`s law التالي:

$$\frac{\delta m}{\delta x} - DA \frac{\delta c}{\delta t}$$

حيث: δm تمثل كمية المادة المنقولة

و δt الزمن

و D معامل الانتشار والإشارة السالبة تدل على أن الانتشار يتم من التركيز العالي إلى التركيز المنخفض وهي القوة المسببة للانتشار.

و A المساحة التي تنتقل عبرها المادة.

و δc الفرق في التركيز على جانبي المساحة A

و δx المسافة بين النقطتين التي يحدث بينهما الانتشار.

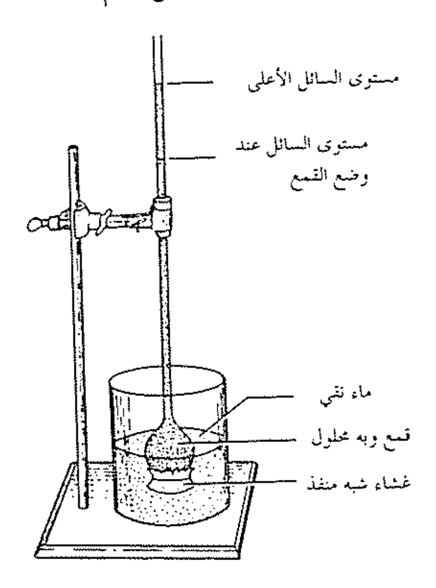
والمعادلة على أية حال تدل على أن الانتشار لمادة معينة ومساحة معينة يتناسب مع الفرق في التركيز ويتناسب عكسيا مع المسافة.

إن عملية الانتشار بطيئة جدا إذا كانت المسافة (δx) طويلة، وللإيضاح فقد حسب العالم دي فريز De Vries بأن انتشار مليجرام واحد من ملح الطعام من محلول ١٠٪ مسافة متر واحد عبر أنبوبة مقطعها يساوي سنتيمتراً مربعاً واحداً يستغرق ٣١٩ يوما و ٩٤٠ يوما لنقل مليجرام واحد من السكروز تحت الظروف نفسها، أما إذا كانت المسافة قصيرة فعملية تدفق الانتشار سريعة حيث تساوي ٨١٠ من المرات إذا كانت المسافة ميكرومتر واحد بدلا من سنتيمتر واحد من هنا تتبين أهمية هذا النوع من

التدفق وخاصة في تدفق الماء والمحاليل إلى جذور النباتات ومن خلية لأخرى. وظاهرة الانتشار هذه بطبيعة الحال لا تفسر عمليات انتقال الماء للمسافات المحسوبة بالأمتار في النباتات (النقل طويل المدى).

(١,٤) التدفق الأسموزي

عند وجود حاجز منفذ للمذيب (الماء، على سبيل المثال) وغير منفذ لجزيئات المذاب في نظام التدفق الانتشاري تتكون ظاهرة خاصة تعرف بالأسموزية، وهي أن الماء ينتقل من منطقة تركيزه العالية (الماء النقي) إلى منطقة تركيزه المنخفضة (المحلول) وبذا فمحصلة الحركة تكون في اتجاه واحد، ويوصف الحاجز بأنه غشاء شبه منفذ Semi-permeable membrane. (انظر الشكل رقم (١,١).



الشكل رقم (١,١) رسم تخطيطي لعرض ظاهرة الدفق الأسموزي عبر الغشاء شبه المنفذ المحيط بفوهة القمع نتيجة لفرق الجهد بين الماء النقي في الخارج والمحلول في الداخل مما يؤدي إلى ارتفاع السائل في الأنبوب الشعري إلى أعلى مستوى والفرق بين البداية والنهاية تمثل الضغط الأسموزي لذلك المحلول.

وبالطبع فحركة جزيئات المادة عبر ثقوب الغشاء عبارة عن تدفق كتلة ولكن بعد مرور الجزيئات إلى الناحية الأخرى من الغشاء فالحركة عبارة عن تدفق انتشاري. وتوصف حركة الماء من خلية لأخرى بأنها ظاهرة أسموزية ويعتقد البعض أن الأسموزية تشتمل على تدفق كتلة الماء بين الخلايا عبر الثقوب الموجودة في الأغشية الخلوية ولكن يجب أن يؤخذ في الاعتبار أن وجود الثقوب في الغشاء الخلوي لم يثبت بدليل قاطع حتى الآن ويجب عدم الخلط مع وجود القنوات (كما سيرد)، لذا فكل ما يهم في هذا المجال هو أن الأسموزية من ناحية أخرى تشتمل- في أحد مراحلها على الأقل- على ظاهرة الانتشار حيث إنه من المحتمل أن الانتشار هو العامل المحدد لحركة الماء بين الخلايا.

(١,٥) التدفق من السائل إلى البخار

تفقد النباتات جزءا كبيرا من مائها عن طريق النتح والذي هو عبارة عن نقل الماء من الطور السائل إلى الطور البخاري. يحدث النتح في النباتات نتيجة لفرق جهد الماء بين التجويف الثغري في الورقة والهواء الخارجي بعد فتح الثغور عند شروق الشمس . والنتح يتأثر بالعوامل المناخية ، علاوة على الإضاءة من درجة حرارة ورطوبة نسبية وضغط وملوثات مثل تأثر فتح الثغور . يشابه النتح في كثير من النواحي عملية التدفق الأسموزي ، فعندما تتبخر جزيئات الماء فإنها تصبح متباعدة لتكسر كثيراً من الروابط الهيدروجينية لذا فجهد الماء كبخار أقل بكثير منه كسائل نظرا لأنه كلما كانت المسافة بين جزيئات الماء كبيرة كلما قل جهد الماء ، وعند زيادة تركيز البخار عن حد معين (التشبع) فإن جزيئات الماء تتكاثف ولذا يعود تكوين الروابط الهيدروجينية بينها.

(١,٦) التدفق الكهربائي

من المعروف أن تركيز أيونات الهيدروجين (الرقم الهيدروجيني) ذو تأثير واضح على العمليات الأحيائية وفعالية كثير من الجزيئات المعقدة كالإنزيمات والبروتينات ، ومنذ وقت قريب عرف أن الأغشية الخلوية تتحكم في وجود مال جهد

كهربائي عن طريق ضخ البروتونات (أيونات الهيدروجين) وحيث إن حركة أي أيون تتأثر بممال التركيز وممال الجهد الكهربائي فإن هذا الموضوع ذو أهمية كبرى في فهم عملية الانتقال. والذي يهم في هذا المقام هو الماء، وكما هو معروف فجزيء الماء قطبي وعند تحرك جزيئات الماء فإنها تعوق تيار الإلكترونات المعاكس وهذا ما حدا بالبعض لدراسة هذه الظاهرة لقياس تدفق السائل. بالإضافة إلى ذلك فإن تدفق جزيئات الماء على أي سطح يستحث تكوين ممال جهد كهربائي، ولذا فعكس هذه العملية أي شحن بعض الأسطح يؤدي إلى مرور تيار الماء وهذا ما يعرف بالأسموزية الكهربائية Electro-osmosis والتي يعتقد البعض بوجودها كآلية للنقل في بعض أجزاء النبات.

ولقد اقترح منذ زمن طويل أن التدفق الكهربائي يؤدي دورا مهما في أنظمة النقل للمسافات الكبيرة في النبات (كاللحاء) ولكن ليس من دليل مقنع لهذا الاعتقاد حتى الآن. أما على المستوى الخلوي أو دونه فإن ظاهرة التدفق الكهربائي قد تكون من الأهمية بمكان حيث إن وجود الممالات الكهربائية يؤدي إلى فروق في الضغط كبيرة طبقا للعلاقة التالية:

$$E = 1\,mV = 3.2\ MPas = -\Delta\Psi_p$$

حيث E الممال الكهربائي

و mV وحدة مليفولت

و MPas وحدة ميجاباسكال

و $\Delta\Psi_p$ فرق جهد الضغط

من هنا فإن التدفق الأسموزي قد يكون له دور فعال فيما دون مستوى الخلية (كالجدار الخلوي) خاصة وأنه قد سجلت فروق جهد للخلايا ما بين -٧٠ إلى -١٥٠ مليفلت.

(١,٧) النقل النشيط

يعرف الانتقال النشيط active transport للمواد المشحونة بأنه عملية الانتقال ضد فرق الجهد الكهروكيميائي، باستخدام الطاقة على هيئة ATP بينما انتقال الجزيئات غير

المتأينة يكون ضد فرق الجهد الكيميائي. من التعريف يتضح أن عملية الانتقال النشيط لا تتفق مع قوانين الانتشار أو الديناميكا الحرارية مما يتطلب استخدام الطاقة. يتميز الانتقال النشيط بأن المعدل يفوق معدل الانتشار، ولا يحدث تعادل لفرق الجهد الكهروكيميائي نظرا لنشاط الخلايا بالانقسام واستخدام المواد المنقولة لكي ينمو النبات، بالإضافة إلى اعتماده على نشاط الخلية حيث هناك أيضا علاقة كَمِّيَّة بين كمية ما ينقل والطاقة المبذولة لذلك.

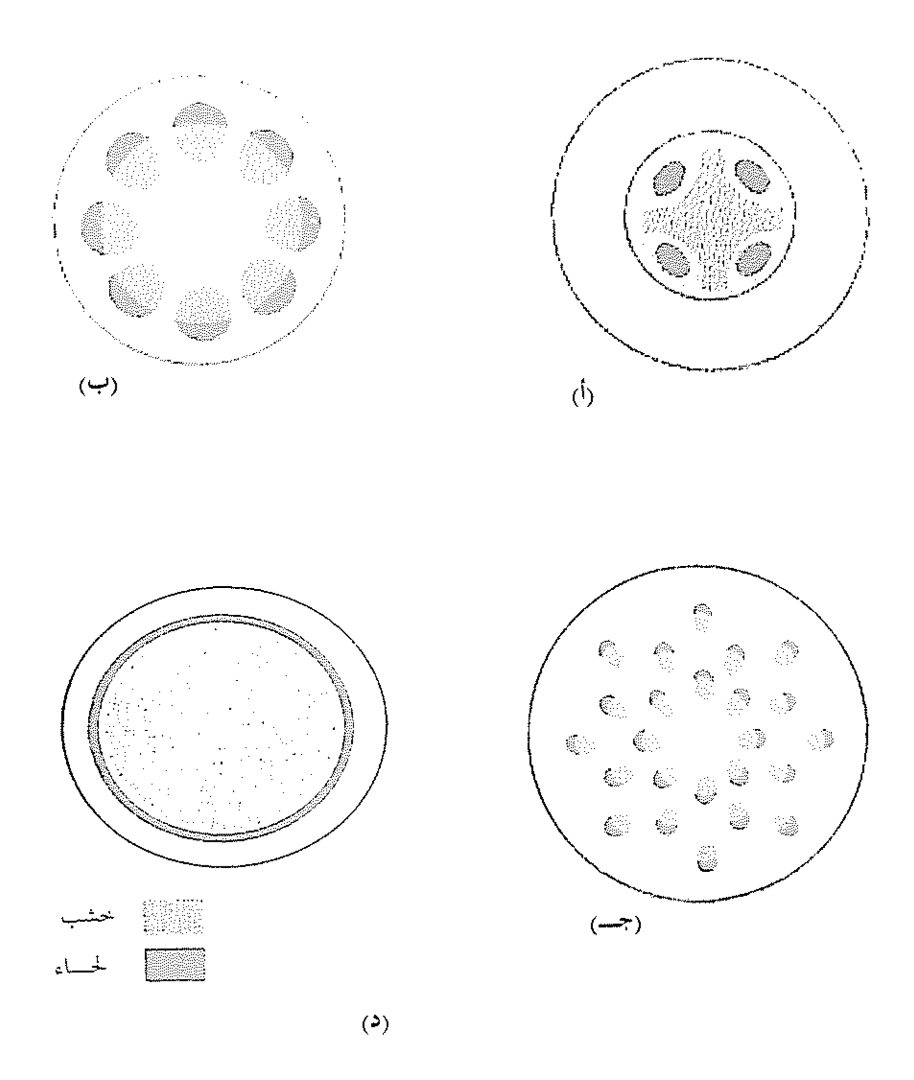
الفصل الثاني

النسيج التوصيلي

◉ المقدمة ◉ نسيج الخشب ◉ نسيج اللحاء

(٢,١) المقدمة

يتكون النظام الوعائي في النبات من الخشب وهو النسيج الرئيسي لتوصيل الماء والمحاليل، واللحاء وهو النسيج الرئيسي لتوصيل الغذاء، ومن هنا فهي في مجموعها قد تسمى النسيج التوصيلي. ينشأ النسيج التوصيلي في النباتات من القمم النامية بتكشف وتميز خلايا محددة إلى نسيجي الخشب واللحاء. يشكل الخشب واللحاء معا ما يعرف بالحزمة الوعائية vascular bumdle. إن النسيج التوصيلي نسيج مركب لأنه يتكون من أنماط من الخلايا المختلفة وبعضها يقوم بوظيفة أساسية أخرى غير التوصيل وهو الدعامة لجسم النبات، فعلى سبيل المثال. نجد اختلاف ترتيب النسيج التوصيلي وموقعه في النبات، وكذلك الحال في الأجزاء المختلفة من النبات نفسه. يوضح الشكل رقم (٢.١) رسوما تخطيطية لترتيب مكوني النسيج التوصيلي (اللحاء والخشب) في أجزاء النبات المختلفة حيث الملاحظ أن الخشب يقع إلى الداخل بالنسبة للساق والجذر. لا يختلف هذا الترتيب في أجزاء النبات الأخرى، فالخشب في الورقة علوي أي في اتجاه إبط الورقة.



الشكل رقم (١,٢) رسوم تخطيطية توضح ترتيب اللحاء (غامق) والخشب (فاتح) بالنسبة لعضو النبـــات.
(أ) النسيج الوعائي الابتدائي للجذر حيث تبادل اللحاء مع الخشـــب. (ب) ترتيـــب اللحاء والخشب في ساق ذوات الفلقتين العشبية. (جـــ) ترتيب اللحاء والخشـــب في ساق من ذوات الفلقة الواحدة. (د) ترتيب اللحاء والخشـــب في النســـيج الوعـــائي الثانوي.

تترتب الحزم الوعائية في جسم النبات الابتدائي لذوات الفلقتين وعاريات البذور في دائرة تحيط بالنخاع بينما تكون الحزم مبعثرة في القشرة في ذوات الفلقة الواحدة. يتكشف في نباتات ذوات الفلقتين وعاريات البذور وعلى بعد معين من القمة الإنشائية بين نسيجي الخشب واللحاء المنشئ الوعائي vascular cambium الذي ينقسم ليعطي خشبا إلى الداخل ولحاء إلى الخارج وذلك فيما يطلق عليه التغلظ الثانوي، وهذا فرق آخر عن ذوات الفلقة الواحدة المميزة بعدم حدوث تغلظ ثانوي بها وفي هذه الصورة. يحدث تغلظ ثانوي محدود في ذوات الفلقة الواحدة وينشأ من منطقة إنشائية قرب القمة تسمى النسيج الإنشائي للتغلظ الابتدائي primary thickening meristem حيث يعطي حزما وعائية إلى الداخل كما في النخيليات.

(٢,٢)نسيج الخشب

يتكون الخشب، عموما، من خشب ابتدائي (يشمل الخشب الأولي والخشب التالي) وخشب ثانوي ينشأ من البادئات المغزلية والبادئات الشعاعية حيث يتكون نظامين: محوري وشعاعي). يتكون نسيج الخشب من خلايا برنشيمية وسكلرنشيمية وألياف وعناصر التوصيل أو العناصر القصيبية tracheary elements. وعليه فإن نسيج الخشب يحوي خلايا حية (البرنشيمية والسكلرنشيمية) وبقايا خلايا ميتة (الألياف وعناصر التوصيل). يتميز نسيج الخشب بخصائص تركيبة تجعله مناسبا لعملية نقل الماء والذائبات من أعضاء النبات السفلية إلى الأعضاء العلوية. تتميز بقايا الخلايا الميتة بالإضافة إلى الخلايا السكلرنشيمية بوجود جدر خلوية سميكة. يتكون الجدار الخلوي من جدار خلوي ابتدائي وجدار خلوي ثانوي، والأخير يمكن أن يميز به ثلاث طبقات أكثرها سماكة، غالبا، الوسطى. يتكون الجدار الخلوي من هيكل أساسي من ليفات السليلوز وعادة مركبات بكتينية وأشباه السليلوز. يتخلل هذا الهيكل مواد أخرى تزيد من صلابة الجدار مثل اللجنين وفي عديد من الخلايا يوجد السوبرين والكيوتين

والشموع والكوينونا والتنينات وغيرها من المواد العضوية والعناصر. من هنا فالخشب يجمع بين وظيفتي النقل والدعامة لجسم النبات.

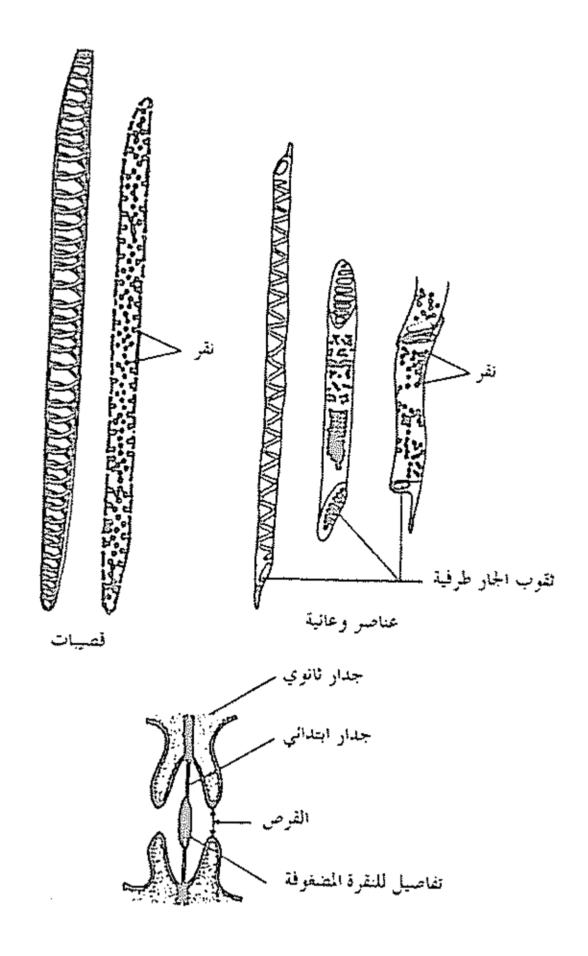
(٢,٢,١) عناصر التوصيل

تتألف هذه العناصر في كاسيات البذور من قصيبات tracheids وأوعية vessels حيث تتميز هذه العناصر بكونها ميتة (أي بقايا خلايا تشكلت بطريقة معينة لتكوين ما يشبه الأنابيب). توجد القصيبات في عاريات وكاسيات البذور، أما الأوعية فتوجد في كاسيات البذور، فقط. يتميز التجويف lumen في العنصر والذي يمثل مكان البروتوبلاست بكبر حجمه نسبيا وهو أكبر ما يكون في الأوعية التي يعتقد بأنها أكثر تطورا من القصيبات. تتميز عناصر التوصيل في الخشب بوجود تغلظات ثانوية في الجدر بأشكال مختلفة تكون ثقوبا بينها، وهذا ما يسمى بالنقر pits التي تمر عبرها المحاليل من خلية لأخرى (الشكل رقم ٢,٢). تتميز القصيبات، عموما، بأنها أطول من الأوعية (طول القصيبة ما بين عدة سنتيمترات وما يقارب المتر أحيانا) وهي ذات نهايات مستعرضة، بينما الأوعية أقصر ومتحورة بشكل كبير (طول الوعاء الواحد يتراوح بين أقل من ميليمتر إلى أكثر من ٥ ميليمترات)، حيث النهايات مثقبة (ثقب واحد أو أكثر) ويتراص بعضها فوق بعض مكونة ما يشبه الأنبوب المتصل بجميع أعضاء النبات. يتراوح قطر الوعاء من ٢٠ إلى ٨٠٠ ميكرومتر بينما قطر القصيبة قد يصل إلى أكثر من ٥٠ ميكرومتراً. من هنا كان الاختلاف بينها في سرعة تدفق المحاليل عبرها.

(٢,٢,٢) ألياف الخشب

تنشأ الألياف من النسيج الإنشائي الذي يكون الخشب وهي بقايا خلايا طويلة ومتباينة الشكل وغير مثقبة والتجويف ضيق نتيجة لسمك الجدار الثانوي الملجنن.

توجد ألياف الخشب بصور مختلفة فقد تكون مدببة الطرفين وبها نقر بسيطة، أو تكون وسطا بين القصيبات والألياف المدببة وتدعى في هذه الحالة بالألياف القصيبية وتتميز بجدر متوسطة في السمك، أو تكون أليافا ذات جدر بها طبقة داخلية من السليلوز α- cellulose المميزة بامتصاص الماء لخواصها الجيلاتينية، وهذا النمط يكثر في خشب التفاعل reaction wood.



الشكل رقم (٢,٢). العناصر التوصيلية لنسيج الخشب وتفاصيل النقرة المضفوفة.

(٢,٢,٣) برنشيمة الخشب

توجد خلايا برنشيمة الخشب في كل من الخشب الابتدائي والخشب الثانوي وتميل إلى الاستطالة ويوجد بها جدر ثانوية ملجننة وذات نقر بسيطة ، وهي خلايا تخزن الغذاء (نشا أو دهون) الضروري لنمو النسيج الإنشائي. قد يوجد كلوروفيل في برنشيمة الخشب ، خاصة الشعاعية في النباتات العشبية والأغصان الصغيرة للأشجار. تكون برنشيمة الخشب في الخشب الثانوي البرنشيمة المحورية axial parenchyma والبرنشيمة الشعاعية ray parenchyma والشائع هو وجود جدائل (صفوف) strands بدلا من الخلايا البرنشيمية المفردة.

تقوم برنشيمة الخشب بدور مهم آخر وهو تكوين ما عرف بالتايلوز tylose في العناصر الوعائية عندما تتوقف عن النشاط أو يصاب الخشب. يتكون التايلوز ، عادة ، عندما تجبر الأغشية في النقر على التمدد نتيجة لاختلاف ضغط الامتلاء بين الخلايا البرنشيمية وعناصر الخشب ، ويحدث التمدد إلى داخل تجويف الوعاء متبوعا باندفاع جدار الخلية البرنشيمية المرن مع بعض مكوناتها لتسد الوعاء في النهاية مما يوقف النقل في الوعاء وحجز الممرضات الدقيقة بعيدا عن بقية النبات. يزيد وجود التايلوزات من قيمة الخشب التجارية إذ يقلل من نفاذ الماء والهواء للألواح الخشبية.

(٢,٢,٤)خلايا الخشب الحجرية

توجد الخلايا الحجرية التي تتكشف من المنشئ الوعائي متداخلة بين الخلايا (مكان المسافات البينية) وهي خلايا قصيرة وذات جدر ثانوية سميكة ملجننة وبها نقر ، وقد تكون تجاويف النقر متفرعة نتيجة لطبيعة نمو الجدار الخلوي الثانوي. تبقى بعض الخلايا الحجرية حية ولكن البعض الآخر قد تكون بقايا خلايا من المواد الميتة بعد

تدهور البروتوبلازم. إن طبيعة تكون الخلايا الحجرية ، عموما ، مختلفة ومن ذلك اختلفت أشكالها وفي الأطوار المتقدمة من النمو قد تستطيل وتتغلغل في المسافات البينية وما بين الخلايا. إن وجود الجدار الخلوي الثانوي يجعل للخلايا الحجرية قوة دعم لعضو النبات ، وقد توجد هذه الخلايا مكونة أسطوانة كاملة تحيط بالأسطوانة الوعائية من الخارج كما في نبات التبغ.

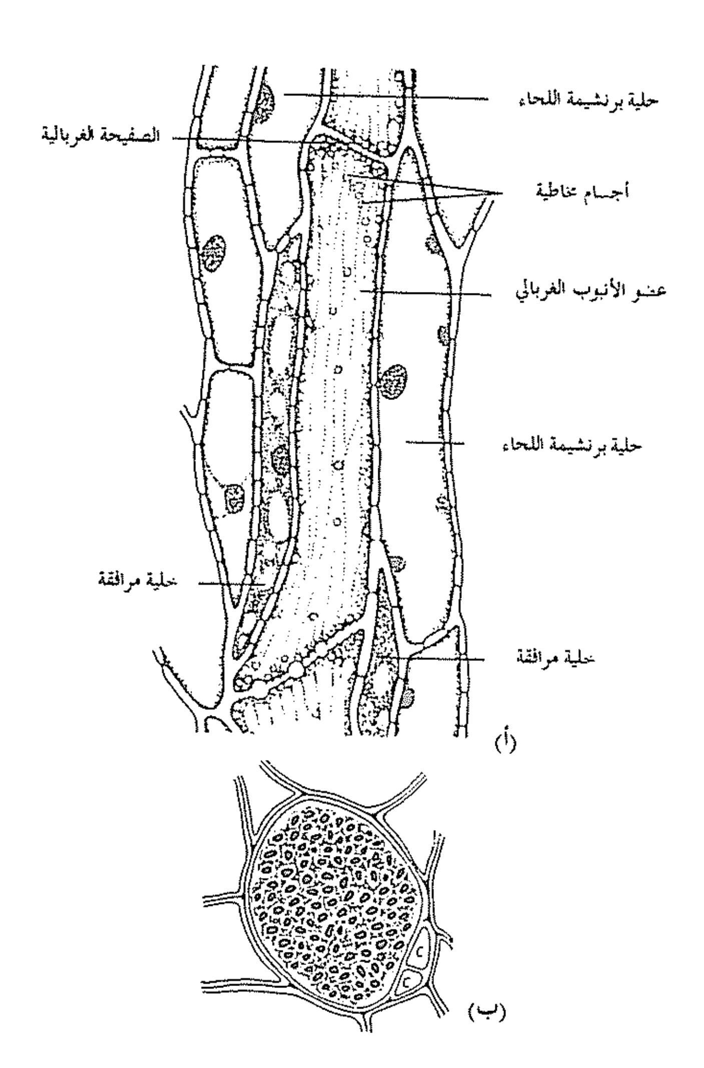
(٢,٣) نسيج اللحاء

يرتبط نسيج اللحاء موضعيا بنسيج الخشب ويوصف بأنه نسيج مركب كما هو في الخشب حيث يتكون ، أيضا ، من خلايا مختلفة شكلا ووظيفة. من الشائع ، أيضا ، أن يكون نسيج اللحاء خارجيا بالنسبة للخشب في المحور المركزي للعضو وسفليا بالنسبة للورقة وأشباهها (انظر الشكل السابق رقم ٢,١)، ولكن في السراخس والعديد من فصائل ذوات الفلقتين يتكون اللحاء من لحاء داخلي ولحاء خارجي بالنسبة للخشب. من الممكن تمييز نوعين من اللحاء حسب ظهورهما بالنسبة لتكشف النبات أو العضو إلى لحاء ابتدائي ولحاء ثانوي. وكما قسم الخشب الابتدائي يقسم اللحاء إلى لحاء ابتدائي أولي protophloem يتميز في الأجزاء سريعة النمو ويظل نشيطا في النقل لفترة قصيرة بعدها يتهشم من تمدد واستطالة الأنسجة حوله ليحل محله اللحاء الابتدائي التالي metaphloem والذي عناصره الغربالية ، غالبا ، أطول وأعرض من عناصر اللحاء الأولي الغربالية.

يتكون نسيج اللحاء من خلايا برنشيمية ، وسكلرنشيمية ، وألياف ، وعناصر غربالية للتوصيل والتي يطلق عليها الخلية الغربالية sieve cell في عاريات البذور ، أو الأنبوب الغربالي sieve tube في كاسيات البذور. يوجد خلية مرافقة للأنبوب الغربالي وخلية زلالية مجاورة الخلية الغربالية.

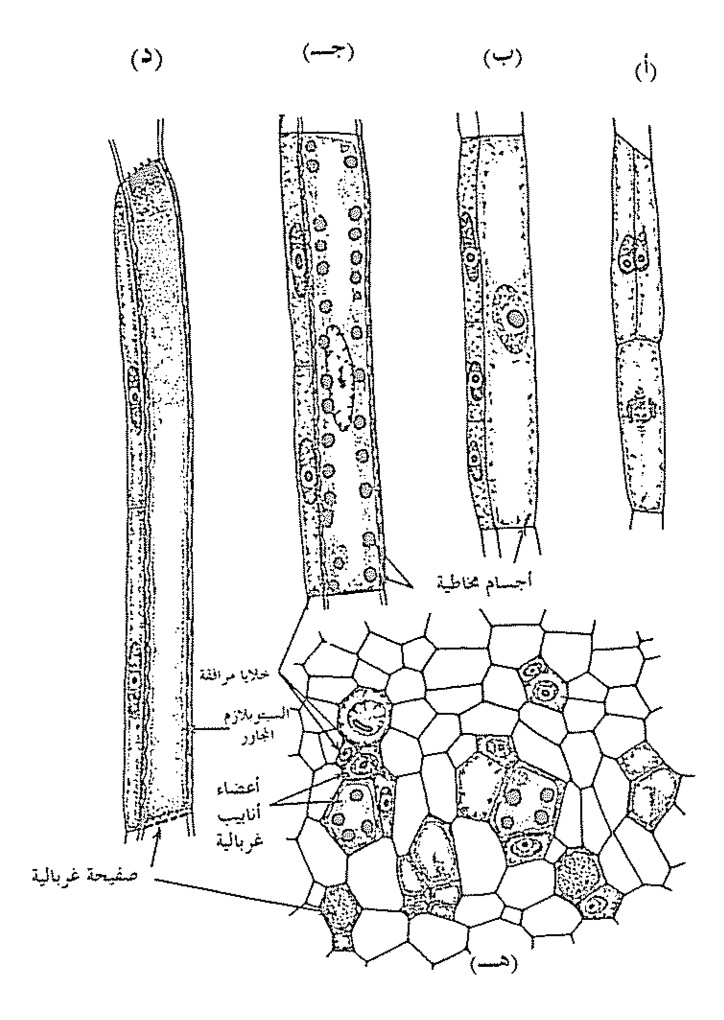
(٢,٣,١) العناصر الغربالية

تعد العناصر الغربالية sieve elements خلايا حية- خلافا لعناصر الخشب الميتة- ومن أكثر الخلايا تخصصا في النباتات وفيها يحدث نقل المواد. لا تحتوي العناصر الغربالية عند اكتمال نموها على بعض مكونات الخلية النباتية مثل النواة وبعض العضيات الأخرى. تتميز الخلايا الغربالية بكونها طويلة نسبيا (نحو مليمتر واحد) وذات نهايات مستدقة تتكون بجدرها المائلة مناطق مستديرة غالبا، يطلق عليها المناطق الغربالية sieve area حيث الثقوب التي تمر عبرها الخيوط السيتوبلازمية لتوصيل الخلايا بعضها مع بعض. أما العناصر الغربالية (وتدعى إذا اتصلت ببعضها في سلسلة طولية بالأنابيب الغربالية sieve tubes) فهي أقصر (نحو ٥٠ ميكرومترا) وأكبر قطرا من الخلية الغربالية وذات نهايات ينحصر بها ما يعرف بالصفائح الغربالية sieve plates. توجد الأنابيب الغربالية في كاسيات البذور متصلة ببعضها وبنهاياتها الصفائح الغربالية المثقبة (انظر الشكل رقم ٢,٣). إن وجود الصفائح الغربالية غير واضح في عاريات البذور والنباتات الوعائية الدنيا. من الجدير بالذكر أن عنصر الأنبوب الغربالي غير مكتمل النمو لا يختلف كثيراً عن الخلية البرنشيمية (الشكل رقم ٢,٤) عدا استطالة الشكل، ولكن عند اكتمال النمو فالعنصر الغربالي يختلف اختلافاً كبيراً حيث يتفتت جهاز جولجي وغشاء الفجوة ومعظم الرايبوزومات والنواة ولكن النوية قد تظل غير مفتتة. عموما، يحتوي العنصر الغربالي مكتمل النمو على عدد قليل من البلاستيدات والميتوكوندريا وشكل محوّر من الشبكة الإندوبلازمية وغشاء خلوي غير متماثل السطحين، حيث كثافة الدقائق على السطح والتي يعتقد أنها موقع المضخات (H^+-ATPase) تكون ١ : ١ بينما في أغشية الخلايا البرنشيمية تقارب ١٠ : ١ (داخل : خارج) (Kühn, *et. al.*, 1999). تظهر الأجسام المخاطية slime bodies والتي قد تسد الثقوب في الصفيحة الغربالية. من الملاحظ أنه عند تحضير قطاعات في العناصر الغربالية تكون الثقوب في الصفيحة الغربالية مسدودة بمادة من عديد سكريات الجلوكوز يطلق عليها الكالوز callose.



الشكل رقم (٢,٣). (أ) قطاع طولي في العنصر الغربالي مكتمل النمو والخلايا المرافقة والبرنشيمية. (ب) منظر مواجه للصفيحة الغربالية حيث الثقوب ممثلة باللون الأسود.

عن: (Jensen and Salisbury, 1972).



الشكل رقم (٢,٤). بعض الرسوم التوضيحية لمراحل تكشف أعضاء الأنابيب الغربالية في اللحـــــاء. (أ) قطاع طولي في الخلية أثناء الانقسام (السفلية) وبعده (العلوية). (ب)عضـــو الأنبـوب الغربالي وبه الأجسام المخاطية وبدايات الخلايا المرافقة. (جـ) عضو الأنبوب الغربـــالي وبه الأجسام المخاطية في أكبر حجم لها، لاحظ سمك جدار الأنبوب الغربالي ونواة الخلية المرافقة مكتملة التكشف. (د) عنصر الأنبوب الغربالي مكتمل النمو وخليتين مرافقتـين. (هـ) قطاع عرضي مار في منطقة اللحاء وموقع مكونات النسيج اللحاء.
بتصرف عن: (Esau, 1965).

(٢,٣,٢) الخلايا المرافقة

تدعى هذه الخلايا بالخلايا المرافقة companion cells في كاسيات البذور، وبالخلايا الألبيومينية albuminous cells في عاريات البذور، وتوجد دائما ملاصقة للعناصر الغربالية أو للخلايا الغربالية وتحوي سيتوبلازماً كثيفاً ونواة متميزة. وتوجد غالبا خلية مرافقة واحدة أو أكثر جانبية وتكون متعددة الصبغيات polyploidy. يوجد عادة العديد من الوصلات البلازمية plasmodesmata في الجدر بين العناصر الغربالية وخلاياها المرافقة، وعلى الرغم من أن فعالية الأنابيب الغربالية ترتبط بحيوية هذه الخلايا، إلا أن الفعالية الحقيقية لها لا تزال غير معروفة، حيث يبدو أنها تمتص السكريات من خلايا الأوراق التي تقوم بعملية البناء الضوئي، ومن ثم تنقل هذه المواد السكرية إلى العناصر الغربالية (انظر ملء اللحاء phloem loading). إن الاحتمال العام هو أن لنواة الخلية المرافقة دور في تفسير السبب الذي يجعل الأنبوب الغربالي - عديم النواة - حيا لفترة طويلة. تكون الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي معقدا sieve element-companion cell complex (أو اختصارا SE-CC Complex) له دور رئيسي في حركة أنماط عديدة من الجزيئات الكبيرة سواء المصنعة في النبات أو المغذى بها بالإضافة إلى الذائبات. وللإيضاح، فهذا المعقد له دور في الملء والتفريغ والنقل قصير المدى أو طويله وكذلك نوعية المواد التي تمر عبر الأغشية والتراكيب فيه (الوصلات البلازمية) (Oparka and Turgeon, 1999). على أية حال، تكون الخلية المرافقة في بعض النباتات خلية نقل transfer cell حيث تتميز بنمو داخلي للجدار الخلوي يساهم في امتصاص السكر من المسار الميت، أو أن ملء العنصر الغربالي يتم بين المسار الميت والعنصر الغربالي ذي الجدار الخلوي الرقيق مباشرة كما في كثير من النباتات العشبية في المناطق المعتدلة ومنها نباتات محاصيل الذرة على سبيل المثال (Wimmers and Turgeon, 1991).

على العموم يوجد في نسيج الورقة عروق كبيرة تتفرع إلى عروق أصغر ومن ثم إلى عروق أدق، وربما يحتوي كل عرق دقيق على وعاء واحد فقط ممثل في الخشب

وأنبوب غربالي واحد أو اثنين، و يتمركز الوعاء عادة فوق نسيج اللحاء، وتتكون عناصر غربالية صغيرة تماما ومحاطة بالخلايا المرافقة، ومرادف لهذه الخلايا المرافقة خلايا برنشيمية اللحاء الكبيرة، وربما تفصل البرنشيمية الوعائية خلايا اللحاء عن الخشب. وقد تحوي الخلايا المرافقة وبرنشيمية اللحاء، أحيانا، بلاستيدات خضراء، مثل خلايا النسيج الوسطي، لها دور في عملية البناء الضوئي وخلايا النسيج الإسفنجي التي تتصل في الغالب مع العروق الصغيرة.

لبعض أنواع الخلايا المرافقة جدر خلوية داخلية متعددة تضاعف سطح الغشاء الخلوي ويسمى الغشاء المتسع، وتدعى الخلايا ذات الجدر الخلوية الداخلية بالخلايا الناقلة transfer cells. من ناحية أخرى، توجد بعض الأنواع النباتية التي ليس لها خلايا ناقلة تسهم بشكل ملحوظ في نقل المواد الممثلة assimilates من خلايا النسيج الأوسط للورقة إلى الأنابيب الغربالية التي لها المقدرة على تكون عملية النقل (كما في الفصيلة البقولية).

لا يقتصر وجود الخلايا الناقلة على اللحاء فقط، ولكن يمكن أن توجد عبر جسم النبات، حيث وجدت في برنشيمية الخشب واللحاء وبرنشيمية لحاء العقد الورقية (موجودة بكثرة) وفي التراكيب التكاثرية.

أما الخلية الغربالية في عاريات البذور، فليس لها خلية مرافقة بالوضوح نفسه الموجود في كاسيات البذور، لكن قد تؤدي بعض الخلايا البرنشيمية في اللحاء مثل هذا الدور وفي هذه الحالة تميز بأنها خلية زلالية إذا كان هناك اتصال سيتوبلازمي بوجود الوصلات البلازمية مع الخلية الغربالية وغياب النشا علاوة على بعض النشاط الفسيولوجي، مثل ارتفاع معدل التنفس المرتبط بعملية ملء اللحاء وتفريغه.

(٢,٣,٣) خلايا اللحاء البرنشيمية

هناك ما يعرف بخلايا اللحاء الابتدائي البرنشيمية primary phloem parenchyma وتتكون من خلايا رقيقة الجدر مشابهة للخلايا البرنشيمية الأخرى الموجودة في النبات

عدا أن بعضها مستطيل باتجاه استطالة العنصر الغربالي. أما خلايا اللحاء الثانوي البرنشيمية فتوجد بشكلين أساسيين من المناسب تسميتهما خلايا اللحاء الثانوي البرنشيمية المغزلية وهي خلايا طويلة نوعا ما، والثانية خلايا اللحاء الثانوي الشعاعية وتوجد على شكل جدائل (صفوف) strands مشتقة من خلية برنشيمية مغزلية وتكون سلسلة من الخلايا القصيرة. تكون خلايا اللحاء البرنشيمية، في النهاية، المنشئ الفليني أو يتحول بعض الخلايا إلى خلايا حجرية عند توقف نشاط العنصر الغربالي. تتميز جدر هذه الخلايا البرنشيمية بوجود العديد من الحقول النقرية بينها و كذلك بينها وبين الخلية المرافقة. تقوم هذه الخلايا البرنشيمية بتخزين المواد الغذائية (نشا أو دهون) والماء وبعض المواد الأخرى، أو بالمساهمة في النقل الجانبي lateral transport.

هناك بعض الأدلة على أن الخلايا البرنشيمية المميزة بوجود الفينولات المتعددة في لحاء بعض المخروطيات تمثل نظام دفاع عام ضد هجوم الفطريات والخنافس التي تتطفل على اللحاء، وأنه يمكن استحثاث وسيلة الدفاع هذه بطريقة الحقن (Franceschi *et. al.* 2000). علاوة على ذلك، فإن الحقن بالفطر الممرض يستحث تكوين قنوات جرحية traumatic ducts بعد ٦-٩ أيام من الحقن (Nagy *et. al.* 2000).

(٢,٣,٤) ألياف اللحاء

ألياف اللحاء phloem fibers هي بقايا خلايا ذات جدر سميكة تعطيها قوة تدعم نسيج اللحاء، وأحيانا تتجمع في شكل حزم في هذا النسيج.

الفصل الثالث

مسارات النقل

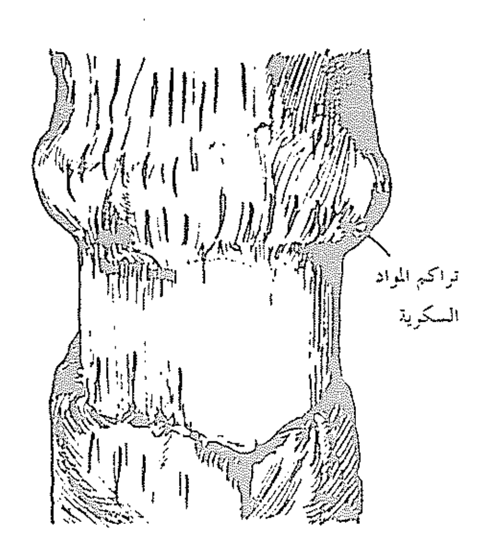
● المقدمة ● نظام النقل في المسار الميت ● نظام النقل في المسار الحي

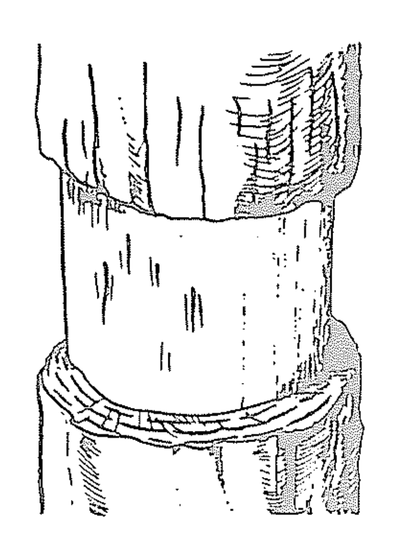
(٣,١) المقدمة

أزال عالم التشريح المجهري الإيطالي مارسيلو مالبيجي Marcello Malphigi عام ١٦٧٥م حلقة من محيط قلف أحد الأشجار، بما في ذلك نسيج اللحاء ولاحظ وجود انتفاخ في المنطقة التي تعلو منطقة الإزالة؛ فقط. بعد ذلك قام العالم ستيفن هيلزStephen Halesبتكرار التجربة نفسها عام ١٧٢٧م ولاحظ ذلك، أيضا. يسهل جدا في هذا النوع من التجارب فصل القلف عن الخشب، وكذلك إزالة الخشب مع ترك اللحاء سليما تقريبا، وتعرف هذه العملية الآن بالتحليق Girdling الشكل رقم (٣.١). وتعد هاتان التجربتان من أولى التجارب المستعملة لتوضيح حدوث عملية النقل في النبات، وأضيف إليها حديثا استخدام النظائر المشعة Radioactive Tracers لهذا الغرض والطريقة الأخيرة تستخدم في كثير من الدراسات الفسيولوجية.

قد يتم نقل المادة من مكان إلى آخر وتكون المسافة قصيرة مثل النقل لمسافات قصيرة؛ النقل قصير المدى short distance transport كما يحدث بين خلية وأخرى أو بين

الوسط الخارجي والخلية، وقد تكون المسافة طويلة، النقـل بعيـد المدى long distance transport كما يحدث بين عضو في النبات وآخر (النقل بـين الجذر والورقة أو العكس، على سبيل المثال). يدخل ضمن النقـل قصير المـدى عمليـة مـلء اللحـاء والخشـب والتفريغ من اللحاء كما سيرد لاحقا.

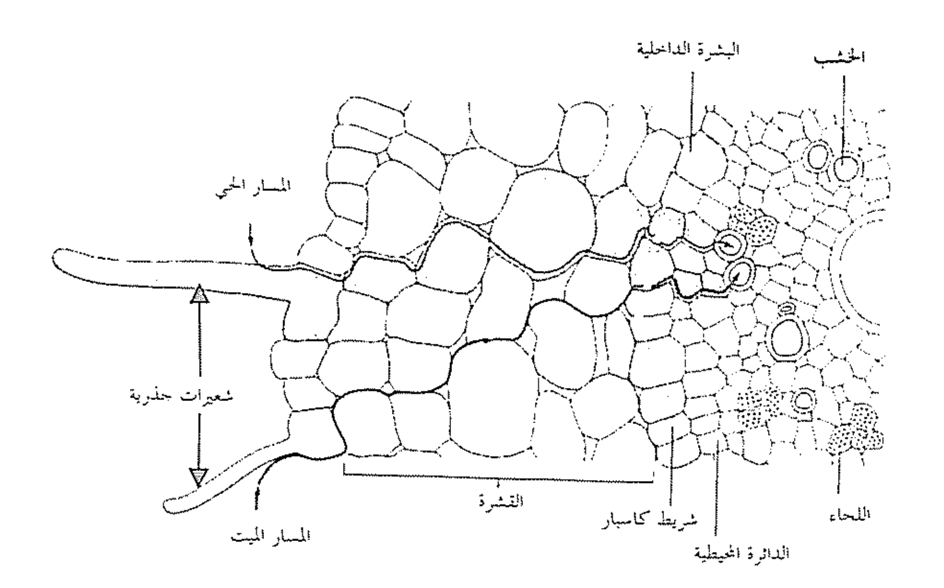




الشكل رقم (٣،١). انتفاخ نهاية الجزء العلوي من ساق الشجرة بعد عدة أسابيع من إزالة القلف نتيجـة لتراكم المواد السكرية المنقولة في اللحاء إلى الأجزاء السفلية.

إن الحاجة الخاصة للنقل بعيـد المدى وبشـكل فعـال في النباتـات الراقيـة أدت إلى فرض قيود خاصة لانتخاب مسارات مميزة وهي: المسار الميت والممثل بالنقل في جدار الخلية والمسافات البينية والنقل في القصيبـات والأوعية؛ والمسـار الحـي والممثـل بالنقل عبر المادة الحية أي عبر الغشاء وسيتوبلازم الخلية أو في العناصر الغربالية في اللحاء.

طبقا لما اقترحه العالم منخ Munch عام ١٩٣٠م أنه من الممكن تمييز جزأين في كل نبات سمى أحدهما الجزء الميت apoplast space والجزء الآخر الجزء الحي symplast space. تتحدد هذه المواقع بالغشاء الخلوي plasmalemma حيث الجزء الميت هو ما يقع خارج الغشاء الخلوي بينما الجزء الحي هو الغشاء الخلوي وما يضم بداخله (الشكل رقم ٣.٢) . ومن المعروف أن هناك ترابط بين الخلايا الحية يتمثل في وجود الوصلات البلازمية plasmodesmata والمكونة من الغشاء الخلوي وجزء بداخله من الشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum ومنه فهذا التركيب يدخل ضمن الجزء الحي.



الشكل رقم (٣,٢). الخواص التشريحية لجزء من قطاع عرضي في الجذر حيث يظهر المسارين: المسار الحي حيث النقل عبر الغشاء والسيتوبلازم لكل الخلايا إلى الخشب، والمسار الميت عبر الجدر والفراغات حتى البشرة الداخلية حيث يمنع شريط كاسبار النقل في هذا المسار والنقل عبر الغشاء والسيتوبلازم لخلية البشرة الداخلية وبعدها يكون النقل في أي من المسارين حتى أوعية الخشب.

عن: (Esau,1965).

(٣,٢) نظام النقل في المسار الميت

يحدث النقل في المسار الميت ويتمثل هذا المسار بالجدر الخلوية والمسافات البينية والعناصر الوعائية.

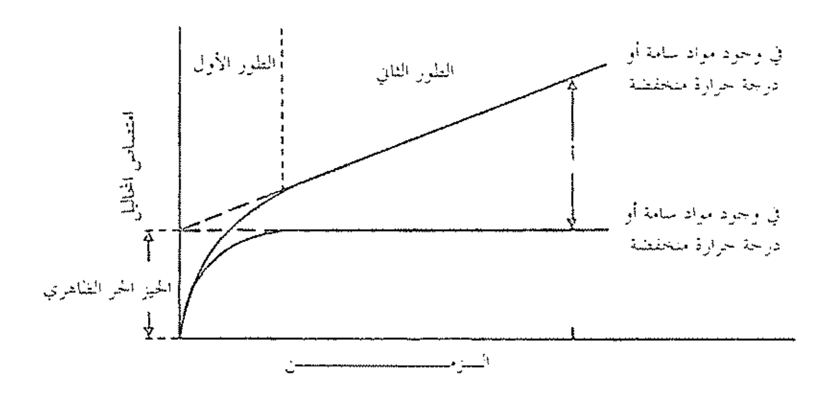
(٣,٢,١) النقل في الجدار الخلوي

يوفر الجدار الخلوي طورا للنقل عبره وما يحدد ذلك هو عرض الفراغات بين الليفات والمذيلات في تركيب الجدار الخلوي وكذلك نوع وتركيز الأيونات المثبتة عليها. وبالنظر من زاوية أخرى، يمكن التمييز بين طور النقل عبر الجدار الخلوي والمسافات البينية والنقل عبر الغشاء الخلوي (النقل في المسار الحي) باستخدام النظائر المشعة للمادة المنقولة وقياس معدل الانتقال (الامتصاص على سبيل المثال) في النسيج النباتي مع مرور الزمن واستخدام معاملة أخرى توقف إنتاج الطاقة (تسميم أو برودة أو غير ذلك من المثبطات) ومن ثم رسم العلاقة بين المعدل والزمن كما في الشكل رقم (٣.٣). يلاحظ في مثل هذا الرسم وجود طورين مميزين أحدهما يختفي عند استخدام المواد السامة والآخر سريع ولا يتأثر بذلك. إن هذا الطور السريع يمثل نقل المادة المشعة إلى المسافات البينية والجدر الخلوية وهذا يطلق عليه الحيز الحر الظاهري Apparent Free Space أو اختصارا AFS. من هنا، فإن النقل في المسافات البينية والجدر الخلوية هو عملية نقل غير نشيط وناجمة عن قوة فيزيائية، أي وجود ممالات لفرق الجهد الكهروكيميائي. إن هذا الاستنتاج يدل على أن آلية النقل في المسافات البينية والجدار الخلوي قد تكون بالانتشار أو تدفق الكتلة أو بهما معا أو بآلية فيزيائية أخرى.

(٣,٢,٢) النقل في العناصر الوعائية

من المعروف أن النبات يمتص الماء ويفقد غالبيته (أكثر من ٩٩٪) عن طريق النتح transpiration نتيجة لسيادة القوى الفيزيائية في محيط النبات أثناء النتح، أي وجود ممالات للجهد الكيميائي بين مصدر الماء (التربة) ومورده (الجو الخارجي)

للنبات، وفي مسار النتح تنقل المواد الذائبة مع التيار من المجموع الجذري إلى المجموع الخضري.



الشكل رقم (٣،٢). امتصاص المحاليل ويمثل الطور الأول دخولها إلى الحيز الحر الظاهري والطور الثاني يمثل تراكمها في الخلية والذي يعتمد على الأيض حيث يتوقف في وجود المواد السامة أو درجة الحرارة المنخفضة. يمثل (أ) كمية المواد المتراكمة. يمكن مد منحنى الامتصاص إلى الإحداث الرأسي لتقدير كمية المحاليل في الحيز الحر الظاهري كما هو موضح بالخطوط المتقطعة.
عن: (Briggs *et. al.* 1961).

من البديهي أن تسلك المواد في نقلها أقل المسارات (الطرق) مقاومة وفي هذه الحالة فقد ينتقل الماء وما به من مواد مذابة في أي من نظامي المسارات (الميتة أو الحية) ما دامت لا تواجه إعاقة. يمكن التعبير رياضيا عن النتح بقانون يحاكي قانون أوم للتيار الكهربائي:

الجهد = التيار × المقاومة

أي:

فرق جهد الماء = النتح × المقاومة

$$\Delta\Psi = T\,R$$

يلاحظ أن المقاومة هنا هي المجموع الجبري لجميع المقاومات في طريق الماء من مصدره (التربة أو المحلول المغذي) إلى مورده (الجو الخارجي)، وأن المقاومة في المسار الميت أدنى بكثير من تلك في المسار الحي (المرور بالغشاء البلازمي) لأن الغشاء الخلوي يتحكم في مرور المواد لنفاذيته الاختيارية.

من المعروف من علم التشريح أن المسار الميت قد يسد (انسداد الوعاء embolism) بالكائنات الدقيقة أو حتى بخلية برنشيمية من خلايا نسيج الخشب (تكوين التايلوز، على سبيل المثال) مما ينتج عنه تحويل مسار النقل في الجزء الميت إلى مسار ميت آخر (عبر النقر، على سبيل المثال) أو التحول إلى المسار الحي كما هو الحال عند وصول الماء والمواد الذائبة إلى خلايا البشرة الداخلية endodermis حيث يمنع وجود شريط كاسبار Casparian Strip الموجود في تركيب الجدار الخلوي من مرور المواد المنقولة في المسار الميت بتركيب الشريط المميز في الجدر القطرية لخلايا البشرة الداخلية.

على أية حال، مما سبق يمكن الاستنتاج أن النقل في العناصر الوعائية هو نقل غير نشيط ويستبعد الانتشار لأن قيم معدل النقل (التدفق) في العناصر الوعائية يفوق ذلك بكثير مما يجعل تدفق الكتلة هو الآلية التي يتم بها النقل في هذا المسار الميت.

(٣,٣) نظام النقل في المسار الحي

تفصل جميع الخلايا عن محيطها بواسطة غشاء سطحي- الغشاء البلازمي. ويقسم داخل الخلايا حقيقية النواة، إضافة إلى ذلك، بواسطة عدد من الأغشية يشتمل على الشبكة الأندوبلازمية والدكتيوسومات والأغشية المحيطة بالعضيات الأخرى. تعتمد السيطرة على تبادل المواد عبر الأغشية على الخواص الفيزيائية والكيميائية للأغشية وعلى الأيونات أو الجزيئات التي تتحرك عبرها. ويعد الماء أكثر الجزيئات التي تدخل الخلايا وتخرج منها دون مقاومة تذكر. مما لا شك فيه أن نقل

المغذيات يعد أهم وظيفة للمسار الحي وهو بذلك يؤدي دورا مهما لتنسيق نشاطات النبات. فعلى سبيل المثال، فإن الاتصال بين خلية وأخرى يشتمل على تدفق تيار عبر الوصلات البلازمية وهذا التوصيل بدوره يؤدي إلى تكون جهد الأداء والتيارات الكهربائية التي تبين أنها عامل مهم في التشكل وتحديد القطبية في النباتات الراقية كما هو الحال في النباتات الدنيا (الفيوكس والأسيتابولاريا، على سبيل المثال).

(١,٣,٣)نقل المواد الذائبة عبر الأغشية

تستطيع الجزيئات المتنافرة مع الماء (مثل الأكسجين) والجزئيات القطبية غير المشحونة الصغيرة (مثل ثاني أكسيد الكربون والماء) اختراق الأغشية الخلوية بسهولة عن طريق الانتشار البسيط. ومن الأدلة الأساسية على الطبيعة الدهنية للغشاء الخلوي أن الجزيئات المتنافرة مع الماء و التي تذوب في الدهون تنتشر بسهولة عبر الغشاء البلازمي.

على أية حال، فإن معظم المواد التي تحتاجها الخلايا قطبية وتتطلب مواداً ناقلة، لنقلها عبر الأغشية، وطبيعة الناقل أنه من مكونات الغشاء وهو البروتين. كل بروتين ناقل اختياري بدرجة كبيرة حيث يمكن أن يقبل نوعا واحدا من الأيونات (مثل الكالسيوم Ca^{++} و البوتاسيوم K^{+}) أو الجزيئات (مثل السكر أو الحمض الأميني) وتستبعد كل الأنواع الأخرى من الأيونات والجزيئات المشابهة. إن جميع بروتينات النقل ذات التوجيه المعروف في الغشاء أثبت وجودها وأنها بروتينات عابرة الغشاء متعددة الممرات. توفر هذه البروتينات للمواد الذائبة المعينة التي تنقلها مسارا متصلا عبر الغشاء دون أن تتلامس المواد الذائبة مع داخل طبقتي الدهن المتنافرة مع الماء.

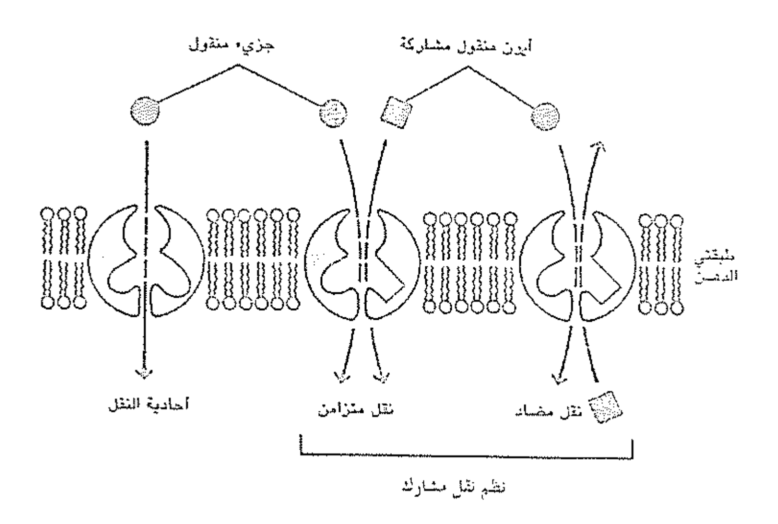
يمكن تقسيم البروتينات الناقلة إلى ثلاثة أنماط رئيسية : المضخات pumps والنواقل carriers والقنوات channels. فالمضخات تدار إما بالطاقة الكيميائية ATP وإما بالطاقة الضوئية وهي في الخلايا النباتية والفطرية مضخات بروتون بصورة نموذجية

(حقيقة، هي ATPase− H^+ و ATPase هو الإنزيم الذي يشطر ATP بإضافة الماء). إن كلا من النواقل والقنوات تدار بالطاقة الناتجة عن الممالات الكهروكيميائية. من المفترض أن ترتبط النواقل بالمادة المذابة المعينة والمراد نقلها ثم يحدث للنواقل تعديل في الشكل والاتجاه لكي يتم نقل المادة المذابة عبر الغشاء. أما بروتينات القنوات فتشكل فتحات مملوءة بالماء تمتد عبر الغشاء، وعندما تكون مفتوحة فإنها تسمح بمرور المواد المذابة المعينة عبرها (غالبا ما تكون أيونات غير عضوية مناسبة من حيث الحجم والشحنة).

تختلف أنماط بروتينات النقل في سرعة النقل. فعدد جزيئات المواد المذابة المنقولة لكل بروتين في الثانية بطيء نسبيا بواسطة المضخات (أقل من ٥٠٠ في الثانية) ومتوسط بواسطة النواقل (من ٥٠٠ إلى ١٠٠٠٠ في الثانية) لكنه سريع جدا بواسطة القنوات (١٠٠٠٠ إلى ملايين عديدة في الثانية).

عندما يكون الجزيء غير مشحون فإن اتجاه نقله يتحدد بفرق التركيز، فقط، على جانبي الغشاء (ممال التركيز)، وعندما تكون نواقل المواد المذابة ذوات شحنات نهائية فإن كلا من ممال التركيز والممال الكهربائي الكلي عبر الغشاء (جهد الغشاء) هما، على أية حال، اللذان يؤثران في نقله ويكون الممالان معا الممال الكهروكيميائي. تحافظ الخلية النباتية، في الحالات النموذجية، على ممالات كهربائية عبر الغشاء البلازمي وغشاء الفجوة. تكون المادة الأساسية للخلية سالبة كهربائيا لكل من الوسط المائي خارج الخلية والمحلول (العصير الخلوي) داخل الفجوة. يسمى النقل مع ممال التركيز أو الممال الكهروكيميائي بالنقل غير النشيط passive transport. يظهر النقل غير النشيط في بروتينات القنوات وبعض بروتينات النواقل، و يسمى النقل غير النشيط الذي تساهم فيه النواقل الانتشار المنشط facilitated diffusion.

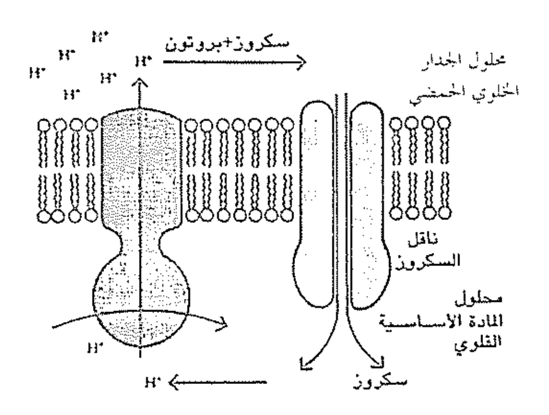
إن جميع البروتينات القنوية وبعض البروتينات النواقل أحادية النقل uniport وهي التي تنقل، ببساطة، مذابا واحدا، فقط، من أحد جوانب الغشاء إلى الجانب الآخر. أما البروتينات النواقل الأخرى فتعمل كنظم نقل مشارك co-transport systems يعتمد فيها نقل مذاب واحد على نقل مذاب ثان في آن واحد أو على التوالي. والمذاب الثاني قد ينقل في الاتجاه نفسه (النقل المتزامن، symport) أو في الاتجاه المعاكس (النقل المضاد، antiport) كما هو مبسط في الرسوم الإيضاحية (الشكلين رقم ٣.٤ ورقم ٣.٥).



الشكل رقم (٣.٤). رسم رمزي يوضح الفروق بين النواقل البروتينية عبر الغشاء الخلوي واتجاه نقل المواد.

ليس بإمكان كل من الانتشار البسيط والنقل غير النشيط نقل المواد المذابة ضد ممال التركيز أو ضد الممال الكهروكيميائي. إن القدرة على تحريك المواد المذابة ضد ممال التركيز أو ضد الممال الكهروكيميائي يتطلب الطاقة وهذه العملية تدعى النقل النشيط active transport ودائما تتوسط فيها البروتينات الناقلة. وكما أشرنا آنفا أعلاه، فإن مركب ATP يزود مضخة البروتون في الخلايا النباتية والفطرية بالطاقة ويمكن قياسها

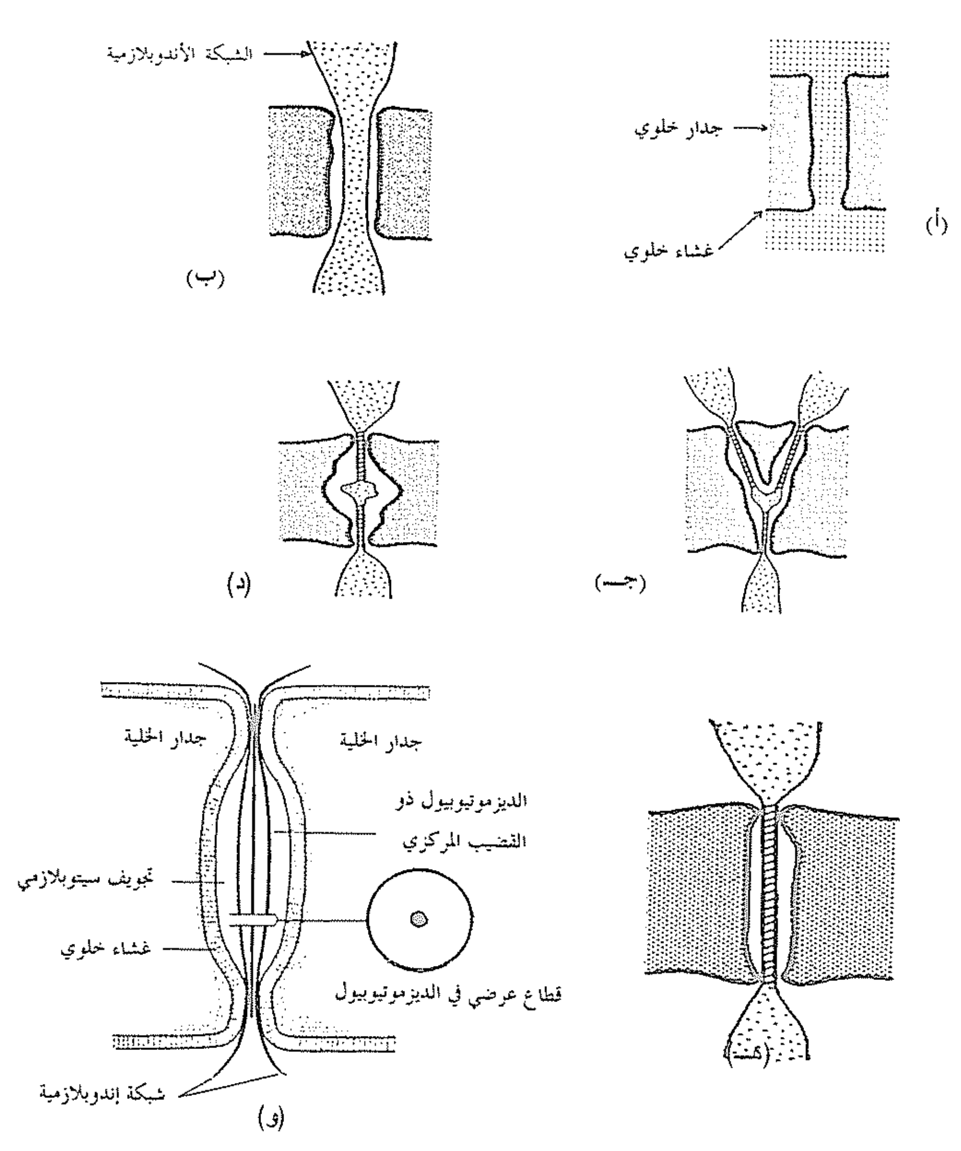
على هيئة H^{+}-ATPase الموجود على الغشاء. فالإنزيم يولد جهدا كهربائيا كبيرا وممالا في الرقم الهيدروجيني أي ممال بروتونات (أيونات الهيدروجين) توفر القوة المحركة لامتصاص المادة المذابة بواسطة جميع نظم النقل المشارك المقترن بالبروتون. بهذه العملية، يمكن مراكمة المواد المذابة المتعادلة لتركيز أعلى بكثير من تلك الموجودة خارج الخلية وذلك بمجرد نقلها مشاركة مع جزيء مشحون (مثل البروتون). يشار إلى العملية الأولى المنتجة للطاقة (المضخة) بالنقل النشيط الابتدائي primary Active transport والعملية الثانية (النواقل المشاركة) بالنقل النشيط الثانوي.



الشكل رقم (٣,٥). رسم تخطيطي يوضح عملية النقل المشارك للسكروز من المسار الميت إلى المسار الحي نتيجة لوجود طاقة ناتجة عن مضخة H+-ATPase.

(٣,٣,٢) النقل عبر الوصلات البلازمية

تكون الخلايا المتجاورة في جسم النبات متصلة مع بعضها بواسطة خيوط دقيقة من السيتوبلازم يطلق عليها الوصلات البلازمية plasmodesmata التي توفر ممرات جيدة لمرور المواد من خلية إلى أخرى. توجد الوصلات البلازمية بأشكال مختلفة (الشكل رقم ٣,٦) حسب موقعها ونوع النبات.



الشكل رقم (٣,٦). رسوم تخطيطية لبعض أشكال الوصلات البلازمية (من أ إلى هـ)، أما (و) فيمثل مقطعا طوليا في الوصلة البلازمية ومقطعا عرضيا في الديزموتيوبيول، وكلها تمثل التفصيل الدقيق للوصلة موضحا عليها الأجزاء المكونة للوصلة البلازمية.

(من أ-هـ عن: Luttge and Higinbotham, 1979.) و (وعن: Ting, 1982).

يتخلل الوصلة البلازمية خيط أنبوبي من الشبكة الأندوبلازمية يطلق عليه قنية الوصلة desmotubule والتي تكون استمرارا للشبكة الأندوبلازمية للخليتين المتجاورتين في معظم صور المجهر الإلكتروني (الشكل رقم ٣.٦- و)؛ فقنية الوصلة لا تشابه الشبكة الأندوبلازمية المجاورة فهي أصغر بكثير في القطر وتحوي تركيبا مركزيا يشبه القضيب. هناك خلاف كبير ركز على تفسير القضيب المركزي لكن معظم الباحثين في الوقت الحاضر يعتقدون أنه يمثل اندماج الطبقتين الداخليتين (الأجزاء الداخلية من ثنائيات الطبقات) للشبكة الأندوبلازمية المنطبقة بإحكام مشكلة قنية التوصيل. ولو صح هذا التفسير فسوف لن يكون هناك تجويف في قنية التوصيل وسوف يقتصر جميع النقل عبر الوصلات البلازمية على القناة المحيطة بقنية التوصيل. يبدو أن هذه القناة التي تسمى الكُمْ السيتوبلازمي cytoplasmic sleeve (كانت تسمى سابقا الطوق السيتوبلازمي، cytoplasmic annulus) مقسمة إلى عدة قنوات أضيق بواسطة دقائق تشبه البروتينات. ومن الممتع أن هذه القنوات الضيقة لها القطر نفسه مثل "الوصلات connexons" في اتصال الفجوات في الخلايا الحيوانية.

يأتي الدليل على النقل بين الخلايا عبر الوصلات البلازمية من الدراسات المشتملة على حقن صبغات اللصف والبروتينات والتيارات الكهربائية. فالصبغات التي لا تعبر الغشاء البلازمي بسهولة يمكن مشاهدة حركتها من الخلايا المحقونة إلى الخلايا المجاورة وما بعدها. لقد أظهرت مثل هذه الدراسات أن معظم الوصلات البلازمية يمكن أن يسمح بمرور الجزيئات التي قد يصل وزنها الجزيئي إلى ما بين ٧٠٠ و ٩٠٠ دالتون (الدالتون هو وزن ذرة هيدروجين واحدة) وهي قيم أكبر مما هو مطلوب لحركة السكريات والأحماض الأمينية بحرية عبر هذه الوصلات بين الخلوية. من ناحية أخرى، تدل الدراسات على النقل في الوصلات البلازمية وبحقن البروتينات في الأنابيب الغربالية عن طريق خرطوم حشرة المن في نبات القمح أن هناك حركة تفريغ

من معقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة لجزيئات كبيرة يصل وزنها الجزيئي إلى ١٦ كيلو دالتون (الدكستران Dextran) مما يدل على أن أبعاد قنيات الوصلات البلازمية يجب أن تكون أكبر من ٨ نانومتر (Fisher, *et. al.*, 2000).

قد توفر الوصلات البلازمية مسارا أكثر كفاءة بين الخلايا المتجاورة من ذلك المسار البديل والأقل مباشرة عبر الغشاء البلازمي فالجدار الخلوي ثم الغشاء الخلوي للخلية الأخرى. من المعتقد أن الخلايا والأنسجة والبعيدة جدا عن مصادر التغذية المباشرة يمكن تزويدها بمواد التغذية إما عن طريق الانتشار البسيط وإما عن طريق تدفق الكتلة وعبر الوصلات البلازمية. بالإضافة إلى ذلك، يعتقد أن بعض المواد تتحرك عبر الوصلات البلازمية إلى الخشب واللحاء-الأنسجة المسئولة عن النقل لمسافات طويلة في جسم النبات- ومنهما.

لم يتحدد بعد ما إذا كان للوصلات البلازمية أي سيطرة على حركة المواد من خلية لأخرى مع أن بعض الباحثين وجد ما يمكن أن يكون "صمامات" في بعض الوصلات البلازمية. من ناحية أخرى، يستدل من بعض الدراسات أن هناك علاقة ارتباط بين تراكيب الوصلات البلازمية وعناصر الهيكل السيتوبلازمي مثل بروتينات الأكتين actin وأشباه الميوسين myosin-like في عدد من النباتات وطحلب *Chara corallina* مما يجعل بعض العلماء يرى أن لعناصر الهيكل السيتوبلازمي دور في تهديف ونقل الجزيئات الكبيرة (Kühn, *et. al.*, 1999).

(٣,٣,٣) النقل في أشعة الخشب

من الناحية الفسيولوجية والتشريحية، تشير القياسات الكهروكيميائية وحركة صبغات اللصف أن أنسجة الساق تنتظم في وحدات ذات مسار حي متخصص في النقل العمودي أو النقل القطري. يساهم النقل القطري في توزيع المغذيات وتوازن نسبة

الكربون : النيتروجين (van Bel, 1990). هناك بعض الخصائص التي تجعل أشعة الخشب أكثر المسارات احتمالا للنقل بين الخشب واللحاء ولكن لا يستبعد النقل المتوازي في المسار الميت. من هذه الخصائص، على سبيل المثال، الاتجاه المحدد لوجهة النقل والتنظيم الفسيولوجي والتشريحي والنشاط الأيضي العالي وسالبية فرق جهد الغشاء والقدرة العالية على الامتصاص. يشتمل النقل في الأشعة على عدة خطوات متتالية تبدأ بمرور المادة من العنصر الوعائي إلى الخلية البرنشيمية ثم الانتقال في خلايا الأشعة وأخيرا نقل المادة إلى معقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة. من الملاحظ وجود النقر الكبيرة بين العنصر الوعائي والخلايا البرنشيمية المجاورة مما يؤيد الإشارة إلى النقل في المسار الحي.

الفصل الرابع

المواد المنقولة

◉ المقدمة ◉ العناصر الغذائية ◉ المواد العضوية
◉ نقل الجزيئات الكبيرة ◉ المركبات العضوية الأخرى ◉ معدل النقل

(٤,١) المقدمة

يتم النقل لمسافات طويلة، عموما، في النسيج التوصيلي. ينقل الماء والمواد الممتصة من التربة أو المصنعة في الجذور أو المواد التي يعاد تدويرها داخل النبات تمهيدا لاستخدامها مرة أخرى في نسيج الخشب التوصيلي (غالبا الأوعية والقصيبات)؛ وتنقل المواد المصنعة assimilates في الورقة بالبناء الضوئي أو المواد التي يعاد تدويرها recycling حسب حركتها في النسيج التوصيلي أو المواد التي يتم تمثيلها في الورقة وتحتاج لها الأعضاء الأخرى في نسيج اللحاء (غالبا، الأنابيب الغربالية أو الخلايا الغربالية) وذلك في علاقة مصدر ومورد. في بعض الحالات ينقل الماء من عضو عبر اللحاء وليس الخشب إلى عضو آخر (Wang, *et.al.*, 1997). ومن المواد المنقولة المهمة، على سبيل المثال، الماء والعناصر الغذائية والمركبات العضوية ومواد أخرى.

(٤,٢) العناصر الغذائية

تعد التربة بالنسبة لمعظم النباتات التي تنمو على اليابسة المصدر الرئيسي للماء وبقية العناصر-عدا ثاني أكسيد الكربون. بعد امتصاص العناصر اختياريا والماء فإنها

تنتقل في نسيج الجذر إما عبر المسار الميت وإما عبر المسار الحي ، أيهما أقل مقاومة ، حتى تصل إلى البشرة الداخلية endodermis للجذر حيث يمنع شريط كاسبار Casparian srip الانتقال عبر المسار الميت ولا بد من دخولها عبر المسار الحي ثم الانتقال من هناك في أي من المسارين حتى تصل إلى العناصر التوصيلية في نسيج الخشب ومنه تنتقل في تيار النتح transpiration إلى أعضاء النبات الأخرى. يصل أغلب المواد المنقولة إلى الأوراق والمناطق الإنشائية حيث تستهلك في البناء والفائض يخرج من الورقة على هيئة بخار ماء أو يعاد تدويره في النبات عبر نسيج اللحاء إلى المناطق المختلفة والجزء الأكبر يصل إلى الجذر ليستخدم أو يعود مرة أخرى إلى نسيج الخشب للانتقال إلى الأعلى مرة أخرى.

من العناصر الرئيسية المنقولة تلك العناصر الضرورية للنمو- يتم امتصاصها بواسطة النبات اختياريا- البوتاسيوم K والكالسيوم Ca والمغنيسيوم Mg والنيتروجين N والفوسفور P والكبريت S ، وبالطبع الأكسجين O (من الماء أو الجو الخارجي للنبات) والهيدروجين H (من الماء) والكربون من الجو الخارجي للنبات)، وعادة تسمى بالعناصر الكبرى macronutrients لأن النبات يحتاج منها إلى كميات كبيرة. يمتص النيتروجين بصورة نترات NO_3^-أو أمونيا NH_4^- ، والفوسفور بصورة ثنائي هيدروجين الفوسفات $H_2PO_4^-$ ، والكبريت بصورة كبريتات SO_4^{--}. يحتاج نمو النبات إلى عدد آخر من العناصر ويطلق عليها العناصر الصغرى لانه يحتاج منها إلى كميات قليلة وهي عناصر الحديد Fe ، والمنجنيز Mn ، والزنك Zn ، والنحاس Cu ، والكلور Cl ، والبورونB ، والموليبدينوم Mo ، والنيكل Ni. إن معظم هذه العناصر تعد متحركة mobile في نسيج الخشب وتنقل بيسر دون عائق سواء امتصها النبات أو وصلت إلى الجذر من الأعضاء الأخرى ، لكن بعض العناصر قد يترسب في المسار إذا كان العنصر ليس بصورة مركب مخلبي مثل المركبات المخلبية الطبيعية في النباتات (النيكوتيانأمين nicotianamine) وذلك للعناصر الثقيلة كالحديد والزنك. إن حركة العنصر داخل النبات تساهم إلى حد كبير في تحمل النبات نقص بعض العناصر في بعض الأراضي

حيث يستطيع النبات إكمال دورة حياته رغم نقص عنصر معين وذلك بتدوير العنصر من الأجزاء المسنة.

(٤,٣) المواد العضوية

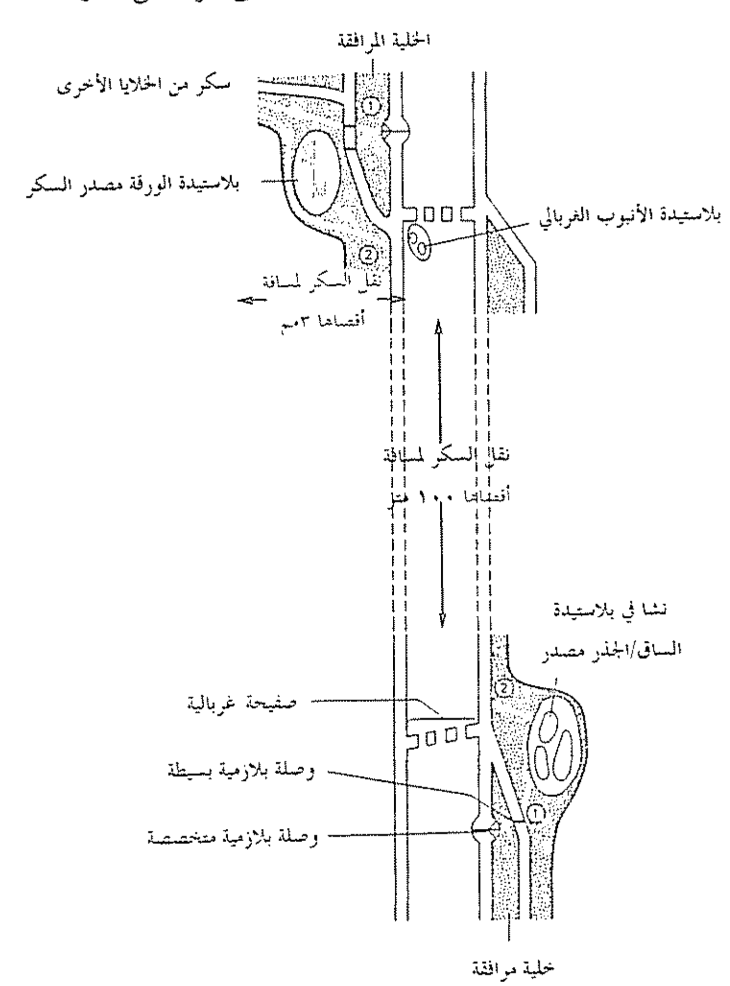
من أكثر المواد العضوية شيوعا والتي تنقل من موقع لاخر في النباتات الراقية ولمسافات طويلة - المواد السكرية ، لكن قد يتم نقل بعض المواد العضوية الأخرى بالإضافة إلى المواد غير العضوية في العناصر الغربالية في نسيج اللحاء ، وفي علاقة مصدر لمورد ، وكذلك في العناصر القصيبية في نسيج الخشب. والجدير بالذكر أن الجهد الكلي التقريبي للمواد الذائبة في اللحاء هو ما بين -١.٤ و -٤ ميجاباسكال. وفيما يلي شرح لحركة بعض المواد العضوية .

(٤,٣,١) السكريات

من المعروف كثرة المركبات السكرية ومشتقاتها وتعدد تصنيفها طبقا لخاصية معينة ولذا فمن المفيد الرجوع إلى الملحق أ للمراجعة المختصرة عن كيمياء السكريات وما يتعلق بذلك من المصطلحات وبعض الاختلافات التركيبية لما هو شائع منها.

طبقا للمجموعة التصنيفية للنباتات فإن هناك مجموعة أنواع نباتية يسود فيها نقل السكروز في اللحاء إلى مناطق تخزينه أو استهلاكه (الجذور والقمم الإنشائية والثمار ، على سبيل المثال). على أية حال ، يتم نقل السكريات في نسيج اللحاء في مسار النقل الحي ومسار النقل الميت كما يتضح من الرسم التخطيطي الموضح في الشكل رقم (٤.١). هناك مجموعة أنواع نباتية ثانية يسود فيها نقل السكروز والسكريات الثنائية الأخرى (الرافينوز ، على سبيل المثال) ، ومجموعة أنواع نباتية أخرى يسود فيها نقل السكروز والسكريات الثنائية بالإضافة إلى سكريات كحولية (المانيتول و السوربيتول ، على سبيل المثال).إن مثل هذا التوزيع يبدو أنه غير ثابت من الناحية التصنيفية ، فقد يسود في بعض الفصائل النباتية نمط معين من السكريات ولكنه غير موجود في أنواع أخرى من الفصيلة نفسها وحتى على مرتبة الجنس. تجدر الإشارة

إلى أن العشب البحري العملاق *Macrocystis* sp. يكون سكر النقل فيها هو المانيتول، فقط، دون وجود سكريات أخرى (Parker, 1966). إن مدلول هذه الاختلافات من الناحيتين التصنيفية والفسيولوجية لازال غامضا وبحاجة إلى المزيد من الدراسة.



الشكل رقم (٤,١). رسم تخطيطي لمسار نقل السكر من المصدر (البلاستيدة، الخلية التخزينية) إلى منطقة المورد في الساق أو الجذر. يمثل المسار (١) أكبر تحكم في عملية النقل لأنه عبر المسار الحي والمسار (٢) يمثل النقل عبر المسار الميت.

عن: (Wooding, 1978).

ويلاحظ أن هناك نباتات تستطيع البقاء حية عند تعريض أنسجتها للجفاف التام تقريبا بقطع الماء عنها، وهذا يعتقد أن له علاقة بتركيز السكروز في الأنسجة. ومما يؤيد ذلك ما وجد في أحد نباتات الإفاقة *Craterostigma plantagineum* من أن السكروز يتراكم في الأجزاء الهوائية نتيجة لأيض سكر النقل الأكتيولوز 2-octulose الذي يكون المخزون المؤقت ليلا لعملية البناء الضوئي وهو من مجموعة الرافينوز (Norwood, *et. al.* 2000).

من هنا، فإن السكروز sucrose يعد شائعا كمادة نقل في الأنواع النباتية ولكن زيمرمان وزيجلر (Zimmermann and Ziegler,1975) قد جمعا معلومات عن أكثر من ٥٠٠ نوع نباتي تمثل ١٠٠ فصيلة نباتية من ذوات الفلقتين وكانت السكريات أو مشتقاتها الموجودة في سائل اللحاء تشمل الرافينوز raffinose والستاكيوز stachyose والفرباسكوز verbascose والأجوقوز ajugose والمانيتول manitol والسوربيتول sorbitol والدولسيتول dulcitol والميواينوزيتول myoinositol. من الملاحظ أن الجلوكوز glucose والفركتوز fructose غير موجودة في العناصر الغربالية أو موجودة بكميات ضئيلة، ويبدو أن معظم السكريات المختزلة تشابه ذلك. قد يعود شيوع السكروز في كونه مادة نقل بعيد المدى إلى خواص جزيء السكروز الكيموفيزيائية حيث إنه منخفض اللزوجة حتى في التراكيز العالية (٢٠٠ إلى ١٦٠٠ مليجزيئي) مما يسمح بنقله في عصير اللحاء والجزيء، أيضا، أكثر ثباتا من السكريات المختزلة ويولد جهداً أسموزياً لكل ذرة كربون مما يزيد من كفاءة النقل (Kühn, *et. al.*,1999).

(٢, ٣, ٤) منظمات النمو

لمنظمات النمو تأثير واضح على عمليات النقل للمواد المذابة عبر الأغشية الخلوية، ولذا خصصت الفقرات التالية لمختصر نقل المنظمات نفسها. يتفق معظم العلماء على أن الجبريللينات والسيتوكاينينات تبنى في الجذور ويبدو أنها تنقل إلى جميع أجزاء النبات، وبالمثل يبنى حمض الأبسيسيك وحمض الخل الإندولي (الأوكسينات) في المجموع الخضري ويمكن أن توجد في الجذور والأعضاء الأخرى وكل هذه المنظمات وجدت في عصارة اللحاء بعد التحليل لكن الجبريللينات

والسيتوكاينينات وجدت، أيضا، في عصارة الخشب. من ناحية أخرى، فإن الأوكسينات ذات نقل قطبي ولمسافات متوسطة، أما بعض المواد الأخرى (حمض الأبسيسيك وأحادي فوسفات الأدينوزين الحلقي cyclic AMP والثيامين والكلور، على سبيل المثال) فنقلها القطبي معدوم أو ضعيف جدا (Goldsmith, 1977).

(٤,٣,٢,١) نقل الأوكسين

يتم نقل الأوكسينات في المجاميع الخضرية والجذرية نقلا قطبيا polar بصورة رئيسية، أي في اتجاه واحد؛ ودائما في اتجاه القاعدة basipetal في السيقان والأوراق وفي اتجاه القمة acropetal في الجذور. تعد حركة نقل الأوكسينات مغايرة لحركة انتقال السكريات والمواد العضوية الأخرى والأيونات، حيث إن حمض الخل الإندولي (IAA) لا ينتقل عادة عبر الأنابيب الغربالية في نسيج اللحاء، أو عبر نسيج الخشب، ولكن يتم نقله عبر الخلايا البرنشيمية الملاصقة للحزم الوعائية (نسيج اللحاء والخشب). يتم نقل الأوكسين، أيضا، في أجزاء النبات القابلة للنمو الثانوي عبر الخلايا في منطقة المنشئ الوعائي. يتميز النقل القطبي للأوكسينات بعدة خصائص من أهمها: أن الأوكسين يمكن أن يتحرك ضد ممال التركيز، وأن له خاصية النقل القطبي ويحدث هذا دائماً في السيقان في الاتجاه القاعدي، أي يتحرك إلى أسفل النبات. ومن التجارب التي توضح حدوث النقل القطبي، تجربة العالم ونت (Went) عام ١٩٢٨م، التي تدل على أن حركة الأوكسين الداخلي في القطع المنصولة من الأغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان مستقطبة سفلياً بصورة سائدة من القمة إلى القاعدة، وأن هذه الحركة تتوقف إذا قطع جزء صغير تحت القمة النامية، ثم قلب وضعه بين القمة والجزء القاعدي، ويمكن لحركة الأوكسين أن تستمر إذا أعيد الجزء المقطوع إلى وضعه الطبيعي. ومن المميزات الأخرى أن الانتقال القطبي يتطلب طاقة أيضية، ويتضح ذلك من استعمال المثبطات الأيضية ونقص كمية الأوكسجين. كذلك يثبط هذا النقل القطبي مضاد الأوكسين المتخصص وهو حمض ٥، ٣، ٢-ثلاثي أيودوالبنزويك 2,3,5-Tri-iodobenzoic acid أو اختصارا TIBA وكذلك التعرض لفترة طويلة لهرمون

الإيثيلين. وهذا النوع من الانتقال بطيء، حيث إن معدله نحو ١ سم/الساعة في كل من الجذر والساق، وهو حساس للحرارة.

يقترح أحد النماذج لآلية نقل الأوكسين أن الأوكسين يدخل الخلية عند طرفها القمي بالانتشار عبر الغشاء البلازمي بصيغة غير متأينة (يشار إليها بالرمز AH). عند دخول جزيئات AH للسيتوبلازم فإنها تصبح متأينة إلى الصيغة A وبروتون H^+ مما يحافظ على ممال AH. عند الطرف القاعدي من الخلية، يسهل ناقل بروتيني معين التدفق المعتمد على الطاقة لأيونات الأوكسين إلى خارج الخلية ويقترن ذلك بتدفق البروتون للخارج عبر الغشاء البلازمي. عندما يصبح خارج السيتوبلازم ويحرر من الناقل، فإن الأوكسين المتأين يمكن أن يكتسب بروتونا والجزيء AH يمكن دخوله الخلية التالية بالانتشار عبر الغشاء البلازمي. بهذه الطريقة، يتحرك الأوكسين من خلية إلى خلية في رتل طويل.

على أية حال، في دراسة مشوقة لاستجابة نمط النظام الوعائي لنبات عشبي من ذوات الفلقتين *Arabidopsis thalliana* لمثبطات نقل الأكسين، أوضحت وجود عدم مرونة كبيرة في النمط الوعائي، مما يشير إلى وجود دور لتدفق (نقل) الأوكسين في تحديد مواقع التميز الوعائي وتنشيط استمرارية تتابع النسيج الوعائي (Mattsson *et. al.* 1999). تبين في هذه الدراسة، أيضا، أن الأعضاء المتكونة تحت ظروف انخفاض في نقل الأوكسين تحوي عددا كبيرا من الحزم الوعائية ذات الخلايا غير المنتظمة في مستوى واحد في الورقة وفي النهاية تكون الحزم موجودة فقط في اتجاه حواف الورقة وذلك بزيادة تركيز مثبط نقل الأوكسين. قد يشير هذا إلى أن النظام الوعائي في الورقة يعتمد على إشارة (إشارات) استحثاث من حواف الورقة. كما أوضحت تلك الدراسة أن العروق الأولية والثانوية تتحدد عند بدء تمدد النصل، وهذه التغيرات وجدت في نباتات أخرى (التبغ وحنك السبع، على سبيل المثال) مما يوحي بوظيفة عامة لتأثير نقل الأوكسين على النمط الوعائي في ذوات الفلقتين.

(٤,٣,٢,٢) نقل الجبريللينات

تنتقل مركبات الجبريلينات، أساساً، عبر نسيج اللحاء تبعاً لنمط النقل اللحائي، مشابهاً بذلك انتقال المواد السكرية والمواد العضوية الأخرى، هذا بالإضافة إلى انتقالها عبر نسيج الخشب بسبب الحركة الجانبية lateral movement للهرمون أو إعادة نقله من الجذور. وتجدر الإشارة إلى أن النقل القطبي لمركبات الجبريللينات قد يحدث في بعض النباتات.

(٤,٣,٢,٣) نقل السيتوكاينينات

تنقل السيتوكاينينات خاصة الزياتين Zeatin والزياتين رايبوسايد، أساسا، في الخشب، ولكن وجد أن الأنابيب الغربالية تحتوي على بعض السيتوكاينينات والسيتوكاينينات المقيدة خاصة السيتوكاينينات المرتبطة بالجليكوسيدات، إضافة إلى أن انتقال مركب بنزايل أدينين benzyladenine يحدث خلال مقاطع من السويقات الجنينية لبعض النباتات، مما يدل على أنه ينتقل قطبياً مثل الأوكسين.

يستدل من دراسة حديثة (Neil Emery *et. al.*,2000) لنسيجي الخشب واللحاء الموصلة لثمار نبات الترمس *Lupinus albus* عند التلقيح وبعده وتكون الأجنة واكتمال النضج (٧٧ يوماً بعد التلقيح) على وجود السيتوكاينينات (CK) وبنسب مختلفة من زمن التلقيح وتغير في نسبة الشكلين cis-CK و trans-CK مما يوجب التعرف على مواقعها وبنائها ونقلها بالإضافة إلى دور شكل السيتوكاينين في التميز التكاثري.

(٤,٣,٢,٤) نقل حمض الأبسيسيك

يحدث نقل حمض الأبسيسيك ABA، بسهولة، في نسيج الخشب واللحاء، وأيضاً، في الخلايا البرنشيمية خارج الحزم الوعائية. لا توجد، عادة، قطبية polarity في الخلايا البرنشيمية (على النقيض من حالة الأوكسينات)، وبالتالي فحركة انتقال مركبات حمض الأبسيسيك ABA داخل النباتات مشابهة لمركبات الجبريللينات، تقريبا. وللإيضاح فهناك ما يشير إلى أن معظم حمض الأبسيسيك يبنى في المجموع الخضري (الأوراق مكتملة التكشف) لنبات الترمس الأبيض ثم ينقل عبر اللحاء إلى الجذور

حيث يعاد تدويره عبر الخشب إلى الأعضاء الهوائية، لكن عقد الساق وطبقة الأوراق العلوية تعمل على تكسيره أيضيا (Wolf, *et. al*, 1990).

(٤,٣,٢,٥) منظمات النمو الأخرى

بالإضافة إلى هذه المنظمات، هناك العديد من المركبات الطبيعية والمصنعة والبعض منها ذو طبيعة تنظيمية، تنتقل في النبات أو أحد أعضائه. تتوافر في المحلات الزراعية مادة كيميائية تحرر الإيثيلين يطلق عليها اسم إيثريل {الاسم الشائع، Ethrel أو الاسم التجاري إيثيوفون، Ethephon وهي مادة ٢-كلورو إيثيل حمض الفوسفونيك 2-chloro ethyl phosphonic acid ورمزها الكيميائي ($Cl-CH_2-CH_2-PO_3H_2$)}، ويسهل تحللها بسرعة في الماء عند رقم هيدروجيني pH متعادل أو قلوي لتعطي الإيثيلين وأيون الكلور Cl والفوسفات ثنائية الهيدروجين. ولأن مادة الإيثريل (الإيثيوفون) تستطيع التحرك (النقل) عبر النبات، فإنها تحل محل نفثالين حمض الخل NAA كمادة مستحثة للإزهار. هناك مركبات ذات تأثير مشابه للأوكسينات مثل NAA و ثنائي كلوروفينوكسي حمض الخل 2.4-D (مبيد عشبي) يبدو أنها تنقل مثل الأوكسين الطبيعي IAA، أما المبيدات العشبية الأخرى فقد درست حركتها في الخشب واللحاء ولكثرتها فالمجال لا يتسع لذكرها جميعا (للمزيد من المعلومات يرجع إلى (Jacob *et. al*., 1973)؛ على سبيل المثال). من مراجعة ذلك يبدو أن المبيدات العشبية ذات تأثير على النقل في اللحاء والنقل الجانبي من اللحاء وإليه.

من المركبات المهمة في الدراسات الفسيولوجية سم نباتي يسبب الذبول وينتجه فطر *Fusicoccum amygdali* وهو الفيوزوكوكين fusicoccin لكن التركيز المنخفض منه يؤثر مثل تأثير الأوكسين ويبدو أنه أكثر تحركا في اللحاء (Marre, *et. al*, 1974). أما بقية منظمات النمو والمركبات العضوية الأخرى (الفيتامينات والقلويدات وبعض البروتينات) والتي يجب نقلها فالصورة غير واضحة إما لندرة الدراسات حولها وإما لأنها لم يتم التعرف عليها (الفلوريجين florigin، على سبيل المثال).

(٤,٤) نقل الجزيئات الكبيرة

يتفق العلماء والباحثين على أنه يتم نقل الجزيئات الكبيرة داخل الخلية (الحمض النووي mRNA، على سبيل المثال) ولكن ليس النقل من خلية إلى أخرى أو النقل طويل المدى. مع تقدم تقنية البحث العلمي وظَّفَها العلماء في دراسة النقل بشكل عام وشمل ذلك نقل الجزيئات الكبيرة ومنها الفيروسات. تشير الدراسات الحديثة إلى أن الجزيئات الكبيرة والتي قد يصل وزنها الجزيئي إلى ٢٧ كيلودالتون يمكن أن تنتقل من خلية إلى أخرى عبر الوصلات البلازمية في معقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة وكذلك أنسجة المورد (قمة الجذر وغلاف البذرة ونسيج المثبر الضام والنسيج الوسطي في الورقة المورد، على سبيل المثال) حيث يستدل على ذلك من استخدام بروتين اللصف الأخضر green fluorescent protein المستخلص من قنديل البحر (Imlau, *et. al.*, 1999).

لاحظ العلماء في البداية من تجارب حقن ورقة نبات التبغ بفيروس تبرقش التبغ الفسيفسائي TMV أن الفيروس يظهر في الأوراق الأخرى من النبات مما يوحي بنقله عبر اللحاء، لكن لم يكن واضحا فيما إذا كان الفيروس ينتقل كاملا (دقيقة) أم أن الحمض النووي للفيروس هو الذي ينتقل، فقط؟ إن الفيروسات النباتية (RNA) ذات طرق مختلفة للوصول إلى اللحاء (Nelson and van Bel, 1998)، لكن الشكل الذي تدخل به هذه الفيروسات معقد العنصر الغربالي(الخلية المرافقة) غير واضح في الكثير من الحالات. هناك ما يدل على أن بعض الفيروسات تعبر الوصلات البلازمية في خلايا النسيج الوسطي على هيئة معقد مستقيم من حمض RNA وينقله بروتين الحركة MP الفيروسي. من المتوقع أن يغلف حمض RNA بغلاف بروتيني CP لحمايته من إنزيم ريبونكلييز الذي وجد في عصارة اللحاء (Gilbertson and Lucas, 19966). أشارت إحدى الدراسات (Citovsky *et. al.* ,1992) أن انتشار فيروس تبرقش التبغ الفسيفسائي TMV هو نقل نشيط عبر الوصلات البلازمية يتوسط فيه بروتين يشفر له الفيروس نفسه وهو (P30)، وهذا البروتين له وظيفتان أحدهما الارتباط بخيط الحمض النووي المنفرد

والثانية العمل على زيادة نفاذية الوصلات البلازمية لاستيعاب حجم المعقد. لعله من الجدير بالذكر أنه لوحظ أن هناك مجاميع من الفيروسات النباتية في أنواع ممثلة لفصيلتين نباتيتين (القرنية والباذنجانية) تتراكم الفيروسات الغازية للأوراق في الخلايا البرنشيمية الوعائية أولا ثم تنتقل إلى الخلايا المرافقة (Xin *et. al.*, 1998.)

من ناحية أخرى، فإن فيروس تبرقش الخيار الفسيفسائي CMV ينقل على هيئة معقد بروتين نووي رايبوزي ribonucleoprotein وليس على هيئة دقيقة particle كما هو الحال لفيروس ورقة الجزر الحمراء. هناك مجموعة أخرى يطلق عليها أشباه الفيروسات viroids تسبب أمراضا لبعض النباتات وهي أحماض نووية RNA ليس لها القدرة على التشفير لتكوين البروتين ولكنها تنقل نقلا بعيد المدى ولم تتضح بعد كيفية حمايتها من إنزيم الرايبونكليز الذي ذكر أعلاه. يبدو أن تقنية بروتين اللصف الأخضر في تتبع مسار الجزيئات الكبيرة في اللحاء ذات شأن في مجال التجارب، وقد استغلت، أيضا، في دراسة دور الغلاف البروتيني وغيره وحركة أحد الطفرات من فيروسات البطاطس PVX وتشير النتائج إلى أن انتقال الفيروس عبر الوصلات البلازمية من خلية إلى أخرى يكون فيها الفيروس على هيئة فيروس خيطي filamentous virion (Cruz, *et. al.*, 1998).

من هنا، فالأدلة تتزايد باستمرار حول نقل البروتينات الخلوية والفيروسية عبر الوصلات البلازمية وقد يكون لمنظمات النمو الداخلية دور في نقلها.

(٤,٥) المركبات العضوية الأخرى

نظرا لوجود كميات متوسطة من الأحماض الأمينية والأمينات في سائل اللحاء وخاصة الجلوتامين glutamine و الجلوتاميت glutamate والأسباراجين asparagine والأسبارتت aspartate والسيرين serine فإن مثل هذه المركبات تنقل اختياريا ولمسافات طويلة ومن المرجح أن العملية عملية نقل نشيط. ومما يؤيد ذلك أن بعض الأحماض الأمينية وخاصة الجلايسين glycine والجلوتاميت تصدر اختياريا وبكميات لا بأس بها

من العقد الجذرية وضد مال التركيز وتنقل في العناصر القصيبية إلى المناطق الأخرى، أضف إلى ذلك أن هناك بعض الأدلة على أن النباتات الراقية تمتص الأحماض الأمينية من محلول التربة وتنقل مع المواد الأخرى في تيار النتح. ومما تجدر الإشارة إليه أن نقل الأحماض الأمينية في اللحاء، خاصة الجلايسين والأسبارتيك، من المجموع الخضري إلى المجموع الجذري له علاقة بتنظيم امتصاص النيتروجين من التربة لكي يتكيف النبات حسب حاجته تحت الظروف المختلفة كما تشير دراسة (GeBler, *et. al.*, 1998) على بادرات نبات الخوخ *Fagus sylvatica*. ليس هناك ما يؤكد نقل المركبات النيتروجينية ذات الأوزان الجزيئية الكبيرة لمسافات طويلة على الرغم من وجود بعض الإنزيمات في سوائل العناصر التوصيلية.

يحدث النقل لمسافات قصيرة للأحماض العضوية (حمض الماليك malic acid والسيتريك citric acid والأوكساليك oxalic acid، على سبيل المثال) ولكن النقل لمسافات طويلة لم يتم تأييده من قبل الباحثين حتى الوقت الحاضر. والجدول التالي رقم (٤.١) يتضمن نتيجة تحليل السائل من الخشب واللحاء في نوعين من نباتات الترمس *Lupinus albus* و *Lupinus angustifolius* (Pates, 1975) وفي نبات التبغ *Nicotiana glauca* (Hocking, 1980).

من الجدير بالذكر أنه علاوة على الأيونات وبعض مواد الأيض العضوية التقليدية في الجدول، هناك العديد من المركبات التي تم التعرف عليها في عصارة اللحاء ومنها بعض البروتينات التي تم الكشف عنها باستخدام تقنية الليزر للحشرة insect laser technique ومنها على سبيل المثال لا الحصر تلك البروتينات في عصارة لحاء نبات الأرز (Nakamura *et. al.*, 1993). والتي تتميز بثباتها لعدة أيام (٦ أيام). من أكثر بروتينات اللحاء التركيبية structural P-proteins والتي توجد بصورة متبلورة، الأجسام البروتينية P-protein bodies أو بصورة خيوط P-protein, tubules and filaments حيث تم التعرف عليها باستخدام مضادات الأجسام أحادية التنسيل monoclonal antibodies،

الجدول رقم (٤,١) مكونات سائل الخشب واللحاء حسب نوع النبات.

المادة	*Lupinus albus*		*Lupinus angustifolius*		*Nicotiana glauca*	
	عصارة الخشب (قصيبية)	عصارة اللحاء (نزف الثمرة)	عصارة الخشب (قصيبية)	عصارة اللحاء (نزف الثمرة)	عصارة الخشب (قصيبية)	عصارة اللحاء (حز في الساق)
			مجم. مل$^{-1}$			
سكروز	—	١٥٤	—	١٧١	—	١٦٨-١٥٥
أحماض أمينية	٠,٧٠	١٣	٢٠٦	١٥	—*	—*
			ميكروجم. مل$^{-1}$			
بوتاسيوم K	٩٠	١٥٤٠	١٨٠	١٨٢٠	٢٠٤,٣	٣٦٧٣
صوديوم Na	٦٠	١٢٠	٥٠	١٠١	٤٦,٢	١١٦,٣
مغنيسيوم Mg	٢٧	٨٥	٨	١٤٠	٣٣,٨	١٠٤,٣
كالسيوم Ca	١٧	٢١	٧٣	٦٤	١٨٩,٢	٨٣,٣
حديد Fe	١,٨٠	٩.٨	١,٠	٧,٠	٠,٦	٩,٤
مانجنيز Mn	٠,٦	١,٤	٠,٤	٠,٦	٠,٢٣	٠,٨٧
زنك Zn	٠,٤	٥.٨	٠,٧	٥.٥	١,٤٧	١٥,٩
نحاس Cu	آثار	٠,٤	آثار	٠,٢	٠,١١	١,٢
نترات NO_3^-	١٠	—	٣١	آثار	—	—
الرقم الهيدروجيني	٦,٣	٧,٩	٥,٩	٨,٠	٥,٩-٥,٦	٨,٠-٧,٨

*مركبات أمينية ١٠٨٠٨ و ٢٨٣ في عصارة اللحاء والخشب على التوالي.

وللمزيد من المعلومات يمكن الرجوع إلى (Kühn *et. al.*,1999). يستفاد من بروتينات اللحاء التركيبية باستخدامها علامات markers في بحوث نقل الجزيئات الكبيرة، وهذا ما درس في أنواع من نبات القرع *Cucurbita* spp. حيث وجد أن هناك فروق بين الأنواع في نوع بروتين اللحاء التركيبي بالإضافة إلى وجود البعض في موقع محدد مثل اللحاء الداخلي أو اللحاء الخارجي أو الخلية المرافقة (Golecki *et. al.*,1999). وقد تبين من نتائج التطعيم بين الأنواع في هذه الدراسة أن البروتينات تتحرك مع تيار المواد المصنعة باتجاه أنسجة المورد.

من المعتقد أن جزيئات الحمض النووي الرايبوزي RNA تنقل في نسيج اللحاء وذلك من التعرف على خصائص جزيئات RNA في عصير اللحاء لنبات القرع (Ruiz-Mendrano *et.al.*.1999). من هذه المجموعة من نسخ RNA ما كشف عن وجوده في معقد الخلية المرافقة-العنصر الغربالي في الورقة والساق والجذر وأنها، باستخدام قطاعات طولية وعرضية من النسيج الإنشائي من الساق وحتى الجذر، مما يدل على استمرار توزيعها في اللحاء الأولي ويشير إلى نقل النسخة *CmNACP* RNA نقلا بعيد المدى وتراكمه في القمم الإنشائية للجذور والأزهار. ومما يؤيد ذلك ما وجده الباحثون عند تطعيم القرع على الخيار من نقل نسخ *CmNACP* RNA وتراكمها في لحاء الخيار وأنسجته الإنشائية القمية. استنتج الباحثون من هذه الدراسة أن هناك آلية جديدة من المحتمل أن النباتات الراقية لتكامل العمليات الفسيولوجية والتميز على مستوى النبات الكامل.

أوردت إحدى النشرات العلمية (Chiou and Bush, 1998)أنه عُرف مسار إشارة تحكم- يعتمد على السكروز- يغير من نشاط النقل ويتوسط في الخطوات الرئيسية للنقل في نظام توزيع المصادر وبالتالي يتحكم في تجزئة المواد المصنعة على مستوى النقل في اللحاء، ومنه يعد السكروز هو جزيء الإشارة لتجزئة المواد المصنعة. ومن

الدراسات اللافتة للنظر ما ذكر عن وجود دلائل على أن أوراق النباتات تبعث بإشارات كهربائية إلى الجذور وإلى المجموع الخضري عن طريق القنوات الأيونية ووجود ١٠ مورثات للقنوات الأيونية منها ٨ على الأقل هي الأكثر نشاطا في اللحاء (Knight, 1999) ، ولم تتضمن النشرة معلومات عن المواد وطرق العمل أو بيانات أخرى.

(٤,٦) معدل النقل

كما سبق ذكره يتم النقل لمسافات طويلة في أوعية الخشب من أسفل النبات إلى أعلاه وفي اللحاء في جميع الاتجاهات حسب الموقع واحتياج العضو.

(٤,٦,١) الخشب

إن متوسط قطر القصيبة هو ٥٠ ميكرومترا بينما يتراوح متوسط قطر الوعاء بين ٢٠ و ٨٠٠ ميكرومتر ومن هنا فالمتوقع أن سرعة التدفق في الأوعية أكبر منها في القصيبة. هناك أيضا الخلايا البرنشيمية التي تختص بالنقل القطري وتعرف باسم أشعة الخشب xylem rays وقد يكون النقل بها عن طريق الانتشار وتدفق الكتلة معا. عند مقارنة معامل النفاذية لحركة الماء في نسيج الخشب مع المعامل نفسه لأنسجة النبات الأخرى في الجذر نجد أن قيمة نفاذية الخشب تساوي $١٠^{-١}$ إلى $١٠^{-٢}$ $سم^{-١}$.$ثانية^{-١}$. $بار^{-١}$ بينما قيمتها لنسيج الجذر تساوي $١٠^{-٦}$ $سم^{-١}$.$ثانية^{-١}$. $بار^{-١}$ أي خمسة أضعاف القيمة للخشب ، ومنه فإن نسبة ما ينقل من الماء إلى خارج الخشب في هذا المسار ضئيلة ويمكن إهمالها.

تقاس سرعة التدفق في الخشب (وفيها دليل على مسار العصارة الصاعدة في الخشب والتي استدل عليها باستخدام الماء المشع) بعدة طرق من أهمها :

١ - استخدام الصبغات dye method والمواد المشعة isotope method التي تنقل عادة في الخشب وأنواع من البوتوميترات potometers والقياس بالبوتوميترات لا يمثل ، حقيقة ، الواقع لأن النبات يتعرض ، غالبا ، للقطع وفصله عن النبات الأم.

٢- الومضات الحرارية heat-pulse method : وهذه تصلح عندما تكون السرعة أكبر من واحد متر. ساعة[-١] حيث يوضع مصدر حراري في موقع في الساق (عند مستوى صدر الإنسان) ويوضع أعلاه وعلى بعد معين مزدوج حراري thermocouple لقياس التغير في درجة الحرارة عند تسخين المصدر (عادة يستخدم التيار الكهربائي وعلى فترات زمنية معلومة) لتحديد الزمن اللازم بين إعطاء الومضة الحرارية وتغير درجة الحرارة في الموقع العلوي المعين، وبالتالي يكون هناك معلومان المسافة والزمن وتطبق معادلة السرعة = المسافة ÷ الزمن.

٣- التوازن الحراري للساق stem-flow method وفي هذه الطريقة يتم قياس التيار الكهربائي اللازم للحصول على ممال حراري ثابت حول الساق الذي يجري به تيار النتح، ومن الحرارة النوعية للماء والطاقة المضافة (طاقة كهربائية) عند صعود العصارة يمكن الحصول على سجل مستمر لمسار النتح الذي يمكن منه حساب سرعة التدفق (Baker and van Bavel, 1987).

من الأفضل دائما استخدام قياس موحد عند مقارنة الأنواع النباتية (ذروة سرعة التدفق وقطر الوعاء وفي وقت معين، على سبيل المثال). إن معدل التدفق يعتمد على الموقع الذي تجرى به القياسات والوقت وكذلك وجود ممال في أي منطقة داخل النبات. ورياضيا تستخدم، عادة، معادلة بواسوليه Poiseuille التي تصف تدفق الماء عبر الأنابيب الأسطوانية الشعرية طبقا للقوة المحركة كما يلي:

$$J_V = \frac{\Psi_s\, r^4\, \Delta\Psi_p}{\text{٨}\, n.X}$$

حيث: J_V التدفق المائي.

و r نصف قطر الأنبوبة الشعرية.

و $\Delta\Psi_p$ فرق جهد الضغط عبر المسار .

و η كثافة السائل .

و Ψ_s الجهد الأسموزي .

و × المسافة .

ويلاحظ هنا أن حجم الماء المتدفق يعتمد على قيمة نصف القطر مرفوعا للقوة أربعة ، كما يلاحظ أن الأنابيب الشعرية ذات جدر ملساء ، وظاهرة التلاصق محدودة ، علاوة على أن العناصر الوعائية بها تراكيب مثل النقر والثقوب ، ولذا فقد تكون القيم باستخدام هذا القانون غير مطلقة. والجدول التالي (رقم ٤.٢) يوضح مثالا لقيم سرعة التدفق في منتصف النهار وعلى ارتفاع صدر الإنسان.

الجدول رقم (٤,٢) يوضح سرعة التدفق في الخشب لبعض الأنماط

النمط	النباتات ذوات الخشب الحلقي (م/ساعة)		النباتات ذوات الخشب المنتشر (م/ساعة)		المخروطيات (م/ساعة)	
النوع	البلوط الأحمر	٢٧,٧	الحور	٦,٢٥	الصنوبر	٢,١
المتوسط	لعدد من النباتات	٢٢,٣٥	لعدد من النباتات	٢,٦٢	لعدد من النباتات	١,٥

(٤,٦,٢) اللحاء

يعرف معدل نقل الكتلة mass transfer rate بكمية المادة المارة خلال مقطع عرضي معروف من الأنبوب الغربالي لكل وحدة زمنية. وقد تتبع بعض العلماء نمو ٣٩ ثمرة قرع لمدة ٣٣ يوما وقدروا معدل نقل في اللحاء قدره ٠,١٦٤ جرام. مم$^{-٢}$. ساعة$^{-١}$

ولتقدير سرعة الحركة ، (مقياس المسافة المستقيمة التي يقطعها الجزيء في وحدة زمنية) بافتراض أن للمادة الجافة ثقلا نوعيا specific gravity يساوي ١.٥ جرام. سم$^{-٣}$ (أي حوالي ١٥٠٠ كيلوجرام . م$^{-٣}$)، تكون السرعة نحو ١١٠مم . ساعة$^{-١}$.

بالطبع لا تتحرك المواد الجافة، إنما مذابة في الماء، فإذا كان تركيز المحلول ١٠٪، (إفرازات اللحاء من محاليل تركيزها هو ١٠٪ وهي أكثر تخفيفا من السائل اللحائي) فإن السرعة تكون نحو ١٠ أضعاف (١٠٠÷١٠) ما حسب للمادة الجافة أو ١١٠٠مم. ساعة[-١]. يتراوح الجهد الأسموزي osmotic potential في الأنابيب الغربالية مكتملة النمو ما بين -٢ إلى -٣ ميجاباسكال MPa، وهذه القيم مساوية تقريبا لـ ٢٠ إلى ٣٠٪ محلول سكروز. فإذا كانت نواتج البناء الضوئي assimilates تمر في محلول تركيزه ٢٠٪، فإنه يمر بسرعة تعادل ٥ مرات (١٠٠÷٢٠) أكثر من الرقم المحسوب للمادة الجافة، أي نحو ٥٥٠ مم. ساعة[-١].

وقد أجري العديد من القياسات في السابق؛ إلا أن البيانات المفيدة تم الحصول عليها باستخدام الكربون المشع رقم ١١ (^{11}C) وهو قصير نصف عمر short half-life؛ حيث تم دمج هذا النظير المشع (^{11}C) مع ثاني أكسيد الكربون ($^{14}CO_2$) لتحديد النقل من خلال عملية البناء الضوئي في الورقة، وتم وضع أكثر من جهازين للإشعاع عند مسافات معروفة على طول الساق، ثم قِيْسَ الإشعاع الخارج من (^{11}C) و (^{14}C) في أوقات مختلفة. يمكن التعبير عن النتائج التي حصل عليها كنشاط إشعاعي يمر من خلال كل نقطة على الساق كمعامل للزمن، ويمكن تحديد النشاط الإشعاعي على طول الساق لاسيما في حالة استخدام أجهزة عديدة لمعرفة الإشعاع وباستخدام المعادلات الرياضية والنتائج لاختبار النظريات الأخرى مثل نظرية منخ Munch. وعلى الرغم من وجود بعض الاختلافات في الأنواع؛ إلا أن مثل هذه الدراسات تتفق عموما مع الأعمال السابقة؛ ففي معظم الأنواع نجد أن السرعة القصوى للنقل تتراوح ما بين ٥٠٠-١٥٠٠ مم/ساعة[-١].

تجدر الإشارة إلى أنه من الصعب تقدير هذا المعدل من السرعة تقديرا صحيحا، خاصة في العناصر الغربالية لكاسيات البذور لقصرها (نحو ٠.٥مم، بينما في عاريات

البذور أطول من ١.٤مم) لأنه عند سرعة نقل ٩٠٠ مم . ساعة$^{-1}$ (٠.٢٥مم . ثانية$^{-1}$) يمكن إفراغ العنصر الغربالي وتعبئته في ثانيتين مما يصعب معه متابعة ذلك باستخدام المجهر عند قوة تكبير ٣٠٠ مرة بالنسبة للعين البشرية.

ملء النسيج التوصيلي

◉ ملء الخشب ◉ ملء اللحاء وتفريغه

(٥,١) ملء الخشب

يعمل الجذر عمل الأزموميتر Osmometer في ظاهرة الإدماع وتكوين الضغط الجذري root pressure حيث يحافظ على الفرق في الجهد الأسموزي في الخشب عن طريق تراكم الأيونات أو ضخها إلى عناصر الخشب لتقوم بخفض الجهد الكلي للماء بها مما يؤدي إلى انتقال الماء من التربة إلى الجذر في غياب النتح. والسؤال هو كيف تتراكم الأيونات داخل أوعية الخشب، أو بمعنى آخر ما هي الآلية التي تضخ الأيونات إلى العناصر القصيبية الميتة (ملء الخشب)؟

١ - من أقدم الآراء لتفسير تدفق الأيونات من الخلية الحية (البشرة الداخلية للجذر) إلى الفراغ (المسار الميت) خارج الخلية ومنه إلى العناصر القصيبية هو أن الأيونات ترشح إلى العنصر القصيبي لقلة الأكسجين هناك (Crafts and Broyer, 1938).

٢ - بعد ذلك، ظهرت فكرة التفريغ من الوعاء المتكشف إلى الوعاء الحديث ومنه إلى الوعاء مكتمل النمو وتبين أن هذا لا يفي بكمية الأيونات المنقولة.

٣- برزت فكرة تحرير الأيونات غير النشيطة بالانتشار لوجود فرق جهد كهروكيميائي بين الخلية الحية والوعاء لكنها لم تلق التأييد الكافي لعدد من الأسباب، أهمها ما ورد أدناه.

٤- لقد عرف، بعد ذلك، أن العملية تقع تحت سيطرة الأيض (نقل نشيط؟) أي أن خلايا برنشيمة الخشب تعمل عمل النسيج الإفرازي. مما يؤيد ذلك ولو بطريق غير مباشر حساسية عملية النقل هذه لمثبطات بناء البروتين.

من هنا فلا زالت عملية ملء العناصر القصيبية غير واضحة وتنتظر المزيد من البحث للكشف عنها.

(٥,٢) ملء اللحاء وتفريغه

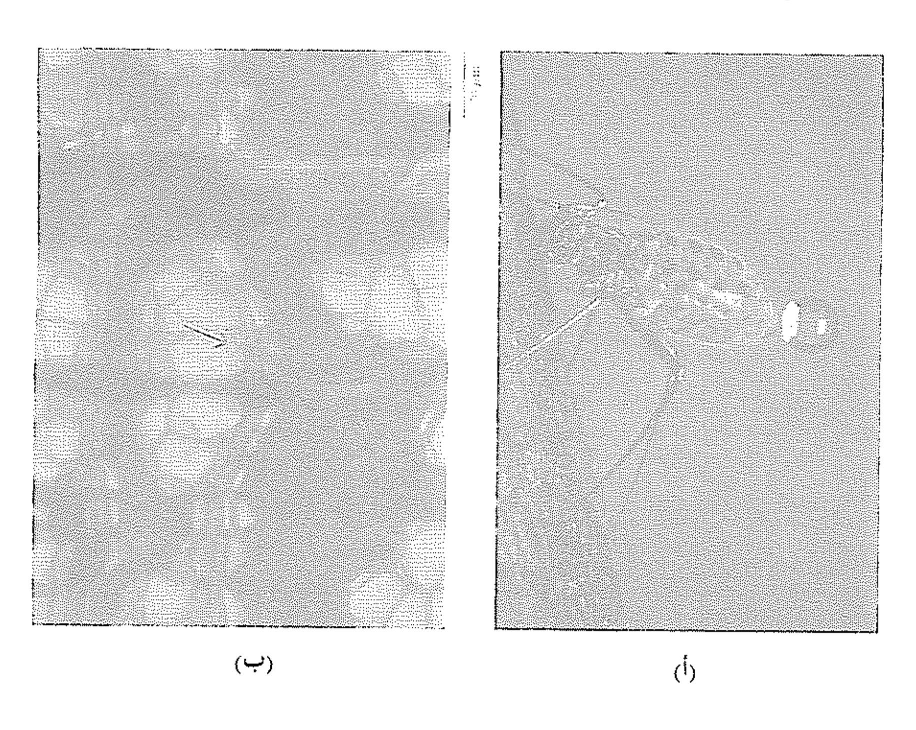
من المعروف أن المحلول في الأنبوب الغربالي يقع تحت ضغط، ويلاحظ ذلك عند عمل قطع في اللحاء، ومن التجارب على حشرة المن التي تتغذى بسائل اللحاء الشكل رقم (٥.١). عند فصل جسم الحشرة عن أجزاء الفم، يتدفق السائل عبر باقي ممص الحشرة ويستمر الانسياب لفترة. وقد حسب ذلك الضغط لبعض الأشجار، حيث وجد أن هناك ممال للضغط الأسموزي يقارب ٠.٠١ ميجاباسكال. م$^{-1}$ ومنه يمكن حساب أقل طاقة ممكنة من هذا الممال متوافرة للنقل باستخدام معادلات رياضية (معادلة بواسوليه) وهل يكفي هذا الممال لتوفير طاقة لنقل المغذيات من المجموع الخضري إلى المجموع الجذري؟ بالفعل، حسب ذلك العالم ويثرلي Weatherley بالنسبة لساق نبات الصفصاف Willow ووجد أن هذه القوة (ممال الضغط) كافية لعملية النقل.

من ناحية أخرى، وباستخدام طريقة البلزمة ومعامل الانكسار والانخفاض في نقطة التجمد، أوضح العالم رويكل (Roeckl, 1949)، أن الجهد الأسموزي للخلايا الكلورنشيمية (حيث تتم عملية البناء الضوئي) يختلف عن الجهد الأسموزي للأنابيب الغربالية في بعض النباتات، ثم تبع ذلك عدة دراسات كلها توضح ذلك. والجدول رقم (٥.١) مثال يوضح هذه الفروق في الضغط.

الجدول رقم (٥,١) يوضح قياس الجهد الأسموزي (ميجاباسكال) للمكون ونوع النبات.

العينة	خلايا النسيج الوسطي	العنصر الغربالي
أشجار	-١.٣ إلى -١.٨	-٢ إلى ٣
قصب السكر	-٠.٨ إلى ١.٣	-٣❖

❖للخلايا المرافقة والأنابيب الغربالية Geiger. *et al.* 1973.



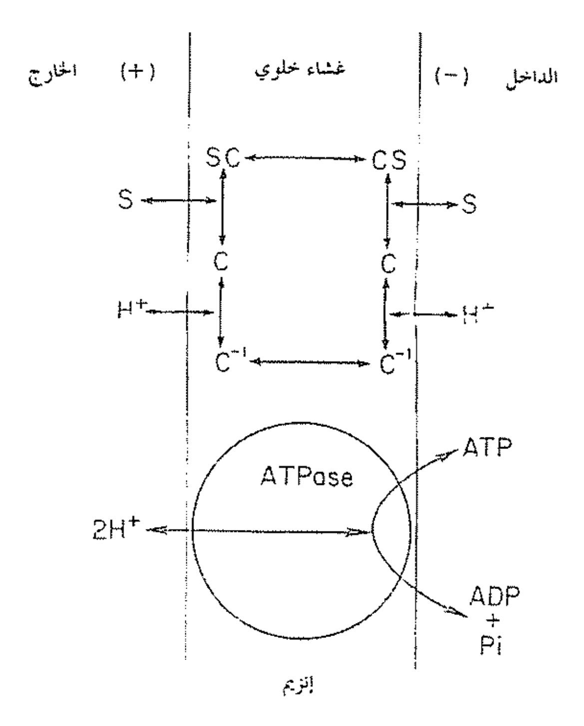
(ب) (أ)

الشكل رقم (٥,١). أ) حشرة المن *Longistigma caryae* تتغذى بسائل اللحاء لفرع من شجرة الزيزفون الأمريكية *Tillia americana* حيث تظهر قطيرة ما يسمى "ندى العسل" متكونة في مؤخرة الحشرة. ب) قطاع طولي يوضح خرطوم الحشرة في عنصر الأنبوب الغربالي للحاء التالي لساق الشجرة. يوضح السهم طرف الخرطوم.
عن:(Raven *et. al.* 1999).

يعزى هذا الاختلاف إلى وجود السكريات بتركيز أكبر في الأنابيب الغربالية (ضعف ونصف الضعف إلى ثلاثة أضعاف) منها في خلايا النسيج الوسطي. مما سبق

يمكن الاستنتاج أن الأنبوب الغربالي يقع تحت ضغط (يكفي كقوة محركة للنقل) وأن الجهد الأسموزي أكثر سالبية من الخلايا المصدرة ويعود ذلك إلى وجود الذائبات (معظمها سكريات انظر الجدول رقم (٤،١) في فصل المواد المنقولة)، وعليه فلا بد أن السكريات تنقل وتدخل إلى الأنبوب الغربالي بآلية نشيطة (ببذل طاقة). وتجدر الإشارة إلى أن بعض الدراسات أوضحت أن السكروز ينتقل إلى الأنابيب الغربالية عبر الوصلات البلازمية (أي في المسار الحي) حيث إنه عند تعريض الورقة لثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ فإن السكريات الناتجة من عملية البناء الضوئي التي تكون بالطبع معلمة بالكربون المشع تظهر في المادة الحية في خلايا النسيج الوسطي، وكذلك خلايا نسيج اللحاء، وليس في الجدر الخلوية لأي منهما. ويستدل من دراسات أخرى، أن السكروز ينقل نقلا نشيطا إلى خارج خلايا النسيج الوسطي، ومن هناك إلى عروق الورقة (أي نسيج اللحاء) وهذا معناه مرور السكروز بالطبع في المسار الميت، ومن هناك يتم ملء الأنابيب الغربالية، ربما عن طريق الخلايا المرافقة، وبالتالي يسير السكروز في المسار الحي.

ما دام أن السكروز (السكر الشائع للنقل في معظم النباتات) ينقل ضد ممال التركيز فهذا بالطبع يحتاج إلى طاقة للتغلب على ممال التركيز وكان التصور المناسب لذلك (Humphreys, 1980) هو نموذج "نقل البروتون-سكروز المرافق sucrose-proton cotransport" وهو ببساطة، وبناء على ما توافر من دراسات حول الموضوع، يصور نقل السكروز بأنه يرافق ضخ البروتون إلى خارج الغشاء (بتميؤ جزيء ATP بواسطة إنزيم ATPase الموجود على الغشاء) نقل معاكس للسكروز إلى داخل الغشاء (نقل معاكس antiport). يوضح الشكل رقم (٥،٢) رسما تخطيطيا لعملية النقل حسب النموذج. من البحوث المؤيدة لهذا التصور تأييدا مباشرا استخدام منشط لإنزيم ATPase مثل الفبوزيكوكين fusicoccin ومثبطه بارا كلوروميركوريبنزين سلفونيت *P*-chloromercuribenzensulfonate أو اختصارا PCMBS. (انظر Humphreys, 1980 للعديد من المراجع حول ذلك). إن نقل السكروز المرافق يتطلب ناقلاً في الغشاء ليرتبط به.



الشكل رقم (٢,٥). رسم تخطيطي لنموذج نقل السكروز–البروتون المرافق من خارج الغشاء إلى داخله حيث S سكر و C ناقل و CS أو SC معقد ناقل سكر–بروتون.

عن: (Humphreys, 1980).

في دراسات امتصاص الأيونات ونقلها عبر الغشاء من محلول التربة إلى الخلية النباتية، ظهر العديد من التفسيرات والنظريات ومن ضمنها "نظرية الناقل Carrier theory" والتعرف على مضخات الأيونات ion pumps. ونتيجة منطقية فقد ركز العديد من البحوث في أواخر القرن العشرين على ضرورة وجود بروتينات ناقلة ومتخصصة لتسهيل عملية مرور السكروز عبر الغشاء سواء عند ملء العنصر الغربالي أو تفريغه. من ناحية أخرى، تستخدم خلايا الخميرة المهنْدَسة وراثيا- أي التي تنمو، فقط، عندما تستطيع التعبير عن بروتين ناقل السكر- التنسيل cloning نواقل السكر. بهذه

الطريقة تم التعرف على نواقل السكروز/بروتون Suc/H⁺ transporter في عدد من النباتات (السبانخ والبطاطس، على سبيل المثال). بعد ذلك، استُغِلَّتْ هذه الأنسال مسابر للنواقل في عدد آخر من النباتات. باختصار، تبين أن تعبير معظم النواقل المكتشفة في النباتات هو أنها في النظام الوعائي في الأوراق مما يشير إلى دور هذه النواقل في عملية ملء اللحاء (أي في المصدر). شذَّ عن ذلك اثنان من النواقل، فقط، حيث تم التعبير عنهما في أعضاء الموارد (الزهرة والبذرة) يختلفان في خاصية كيموحيوية وهي الرقم الهيدروجيني الأمثل لتعبيرهما.

وللتبسيط والاختصار، فهناك نواقل لملء اللحاء ونواقل لتفريغه لم يتعرف عليها بعد؛ وهذا ما يُستشف من مراجعة للبحوث ودراسة حديثة على النواقل في أوراق وجذور نبات الجزر *Daucus carota* L. cv Nantaise حيث يوجد الناقل *DcSUT1* (حيث *Dc* رمز لنبات الجزر من اسمه اللاتيني و *Su* السكروز و *T* الناقل) وذلك في أجزاء النبات الخضراء، فقط، وأن أكبر تركيز له كان في أنصال الأوراق المصدرة مما يشير إلى تطلب وجود الناقل لملء اللحاء بالسكروز. تستطرد هذه الدراسة، أيضا، إلى وجود دورية في ذلك (التركيز) حيث يكون أكبر تصدير للسكر من الأوراق في النهار منه في الليل. هناك ناقل آخر أطلق عليه *DcSUT2* يوجد أساسا في الأعضاء التخزينية (الجذور) وليس محدودا في اللحاء، فقط، بل كان مستواه أكبر في الأنسجة البرنشيمية في اللحاء والخشب. لقد أشارت الدراسات أيضا إلى أن ثابت ميكالس لامتصاص السكروز في الجزر كان ٠.٥ مليجزيئي وتثبطه حاملات البروتون مما يشير إلى أن نقل السكروز مرتبط بفرق الجهد الكهروكيميائي عبر الغشاء (Shakya and Strum, 1998).

تمكن بعض العلماء (Bürkle *et. al.*, 1998). من عزل الناقل المرافق للسكروز من نبات التبغ أطلق عليه (*NtSUT1*) حيث Nt رمز لنبات التبغ من اسمه اللاتيني. عقب ذلك، تم التعرف على عدد منها وحددت خصائصها وتعبيرها وموقعها حيث توجد.

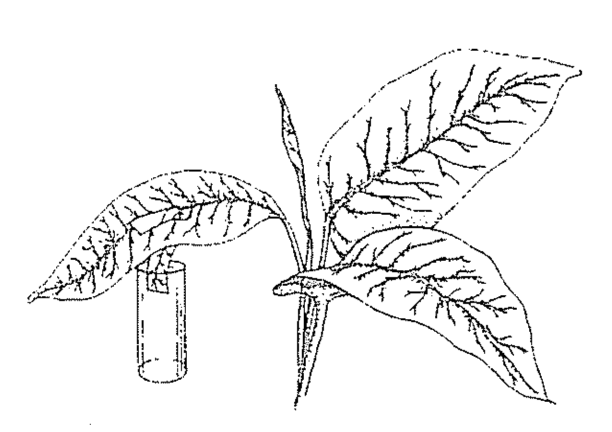
فقط ، في الأجزاء الخضراء من النبات والتراكيز العالية في نصل الورقة مما يوحي بضرورتها لملء اللحاء. لقد أتبع النسق نفسه في تسمية النواقل وذلك في عدد من النباتات الراقية (Kühn *et. al.*, 1999). ووجد أنواع أخرى من هذه النواقل لتفريغ اللحاء في بعض النباتات ، ومن هذه النواقل في نبات الجزر المذكور أعلاه و *AtSUT4* في نبات *Arabidopsis thalliana* و *LeSUT4* في نبات الطماطم و *StSUT4* في نبات البطاطس وحددت خصائصها. من هذه الخصائص أنها محدودة في العروق الصغيرة خلافا للناقل *SUT1* سالف الذكر بل إنها موجودة في العناصر الغربالية في نباتي الطماطم والبطاطس. وتستنتج الدراسة (Weise *et. al.* 2000) لهذه النواقل أن في ذلك دلالة على تطلب نقل البروتين وجود جزيئات كبيرة تسهل عملية النقل من الخلايا المرافقة عبر الوصلات البلازمية إلى العنصر الغربالي.

يؤدي إنزيم سينثيز الجالاكتينول galactinol synthase دورا في بناء السكريات وملء اللحاء في القرعيات. وعليه استخدم تقدير فعالية منشط promoter هذا الإنزيم (تعبير المورث) في نبات التبغ الذي ، عادة ، لا يبنى هذا الإنزيم في أوراقه ، ووجد أن تعبير المورث محدد في خليتين من ثلاث في العروق الفرعية minor vein ومنه يعتقد أن نظام العروق الفرعية يتم تنظيمه على المستوى الوراثي (Haritatos *et. al.*, 2000).

إن عملية ملء اللحاء عملية نشيطة (أي باستغلال الطاقة) ، كذلك فإن عملية ملء اللحاء بالمواد المختلفة ، التي تنقل في نسيج اللحاء ، عملية اختيارية وليست عشوائية (انتشار) حيث قام العلماء باستخدام تقنية التصوير الإشعاعي الذاتي Autoradiography في تقصي ملء اللحاء في ورقة نبات البنجر ، بوضعها في محلول سكروز معلم ، وتصوير الورقة على فترات زمنية ووجد أنه عند اكتمال ملء اللحاء ، تصبح جميع العروق مشعة.

يمكن استخدام النظائر المشعة في تجارب الشرائح المقلوبة Reverse flap، حيث يتم قطع شريحة من نسيج عرق الورقة ويفصل عن موضعه، كما هو مبين في الشكل رقم (٥,٣)، وأحيانا تستخدم طريقة أخرى واسعة الانتشار وهي كشط البشرة عن الورقة حتى تزال الأدمة، وربما يحتاج الأمر في بعض الأحيان إلى كسر بعض خلايا البشرة، ثم تضاف محاليل سريعة التغلغل إلى خلايا النسيج الوسطى للورقة أو إلى عروق أو إلى كليهما. يمكن أيضا تزويد الورقة بتعريضها لغاز ثاني أكسيد الكربون المشع ($^{14}CO_2$) داخل وعاء مغلق ومحكم. ويستعمل حاليا النظير الحادي عشر للكربون المشع (^{11}C) لقصر العمر النصفي للإشعاع، إذ يقدر العمر النصفي له ب ٣,٢٠ دقيقة، بينما العمر النصفي للكربون الرابع عشر (^{14}C) ٥٧٣٠ سنة، وذلك لأن طاقة التآكل لـ (^{11}C) تعادل ٦٩,١٢ ضعف تلك التي يحويها (^{14}C).

عن: (Troughton *et. al.* 1974)



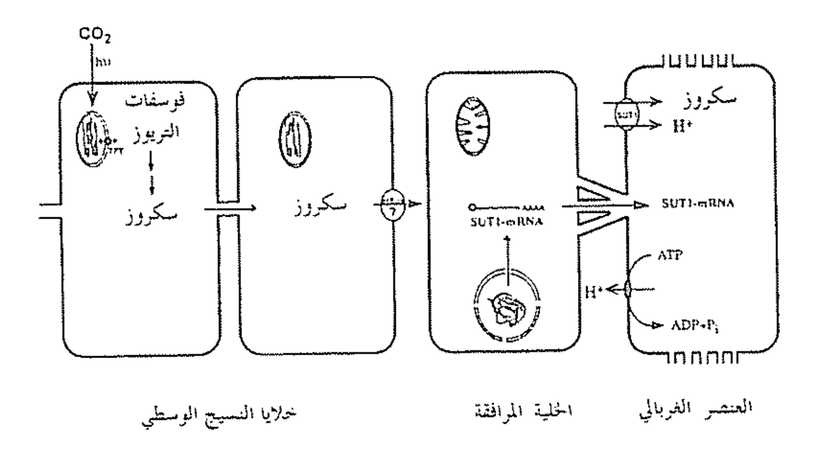
وعاء يحوي المادة المشعة

الشكل (٥,٣). رسم يوضح تقنية الجزء المفصول والمعكوس reverse-flap technique لتوصيل المادة المشعة لأجزاء النبات.

وباستخدام سكريات مختلفة ومعلمة، وكذلك بعض الأحماض الأمينية المعلمة، والمركبات الأخرى، وحتى العناصر الضرورية مثل: الفوسفور، والبوتاسيوم وغيرهما، تمكن العلماء من تحديد المواد التي تنقل في الأنابيب الغربالية من موقع لآخر في النبات.

يميل العديد من العلماء إلى تحديد مفهوم ملء اللحاء وتفريغه (van Bel. 1993) حيث تبين أن النباتات الراقية ذات طرق مختلفة في نقل نواتج البناء الضوئي والذي قد يكون له مدلول بيئي حسب ارتباط النباتات بالظروف البيئية التي تنمو تحت وطأتها.وللتمييز، فإن ملء العنصر الغربالي sieve element loading يقصد به عملية دخول المواد (الناتجة من البناء الضوئي، على سبيل المثال) إلى معقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة من الخلايا المجاورة والتي بها المواد المراد نقلها إذا كان هناك ارتباط مستمر بينها (أي مسار حي)، ومنه توصف العملية بأنها عملية ملء في المسار الحي symplastic ويدل على وجود الارتباط وجود الوصلات البلازمية. أما عملية ملء اللحاء phloem loading فتدل على أنها عملية ملء في المسار الميت apoplastic إذا لم يكن هناك وصلات بلازمية في أي نقطة في المسار من منطقة البناء أو الحقن للمواد وحتى وصولها إلى العنصر الغربالي. في مسح للخواص التركيبية الدقيقة لمعقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة في لحاء لنباتين يتميزان بنمط ملء اللحاء apoplastic ولحاء نباتين يتميزان بنمط ملء العنصر symplastic حسب التعاريف أعلاه ظهرت فروق بينهما حسب الموقع والنمط (Kempers *et. al.*, 1998). أوضحت الدراسات الفسيولوجية أن نقل السكروز وأيضه منظّم بدرجة محكمة ودقيقة وعلى مستوى النسخ وما بعد النسخ. يدل موقع مورث نقل السكروز *SUT1* في النباتات الباذنجانية، في الأقل، على أن ملء اللحاء يحدث مباشرة في الغشاء (الشكل رقم ٥.٤)، مع أنه وجد أن الناقل في نبات لسان الحمل *Pm SUT1* مرتبط بالعنصر الغربالي. من المحتمل، أيضاً، أن هذا النمط من الخلايا (العنصر

الغربالي) هو موقع H^+-ATPase ونواقل أخرى مثل نواقل الأحماض الأمينية (Kühn, *et. al.*, 1999).



الشكل رقم (٤,٥). نموذج يوضح مسار النقل المحتمل للسكروز قبل تحميله في اللحاء عبر معقد العنصر الغربالي–الخلية المرافقة مباشرة عبر الغشاء الخلوي حسب المعلومات من النباتات الباذنجانية.

عن: (Kühn, *et. al.*, 1999).

من ناحية أخرى، قد يكون هناك تشابه عكسي لعملية تفريغ النواتج الممثلة والمنقولة عبر الأنبوب الغربالي إلى المورد مع عملية ملئه من المصدر، ولكن من المهم أن التحول في النقل من مسار حي إلى مسار ميت يتأثر بالعوامل الفعّالة في الأنبوب الغربالي من ضغط وفرق في التركيز. من المتفق عليه أن عملية النقل إلى المسار الميت من المسار الحي في اتجاه المورد هي آلية نقل متزامن في الأغشية الخلوية للسكروز/بروتون (Patrick and Offer, 1996).

تعد آلية تفريغ اللحاء أقل تشخيصاً من آلية ملئه، ويفترض أن مسار تفريغ اللحاء لايختلف، فقط، في الأنواع النباتية بل وحتى في النبات الواحد، كما تشير إليه

بعض الدراسات على نبات الطماطم (Ruan and Pattrick. 1995) حيث من الممكن أن يكون هناك تحول من المسار الحي إلى المسار الميت أثناء التكشف. إن كفاءة تفريغ اللحاء تعتمد على عدة عوامل منها قوة المورد، ولكن في احتمال الانتشار الميسر الأعضاء وارد لأن تركيز السكر في العنصر الغربالي عال إذ يتم تحويل السكروز في المورد إلى مركبات أقل أسموزية مثل النشا أو الأحماض الأمينية أو شطره وتخزينه في الفجوة (Kühn. *et. al.*, 1999).

الفصل السادس

آليات النقل في النسيج التوصيلي

● الخشب ● اللحاء

(٦,١) الخشب

إن سرعة تدفق العصارة عبر نسيج الخشب تخضع أساسا لوجود ممال في الجهد في أية منطقة داخل النبات ، وهذا معناه أن اتجاه الحركة في الخشب قد ينعكس وخاصة في أغصان الأشجار حيث ينعكس الإتجاه عند غمرها في الماء أو بين عضو وآخر (الثمرة والورقة ، على سبيل المثال) في بعض الفترات التي يتعرض فيها النبات لظروف تشتد فيها الحاجة للتبخر ، لكن السائد في اتجاه حركة الماء وما به من مواد ذائبة هو التدفق من أسفل النبات إلى أعلاه نتيجة لانخفاض جهد الماء في الهواء. عندما تكون الثغور مفتوحة فإن الماء يتبخر من أسطح خلايا النسيج الوسطي في الورقة وهذا بدوره يحدث ضغطا هيدروستاتيكيا سالب القيمة في الخشب وبالتالي الجذور. ومما يساعد على نقل تأثير هذا الضغط الهيدروستاتيكي من الورقة إلى الجذر أن السائل في النبات متصل بعضه ببعض ، أضف إلى ذلك ظاهرة تماسك جزيئات الماء وتلاصقها بجدر الأوعية مما يجعل السائل من التربة مستمرا ما دام ممال الجهد موجوداً. وبالطبع لا يحدث انقطاع لعمود العصارة أو تكوين فقاعة نتيجة للشد السالب على عمود السائل في الخشب للأسباب نفسها وهي قوة التماسك بين جزيئات الماء وتلاصق الماء بالجدر حيث يتميز

الماء بهذه الخاصية. أثبت العالم برجز هذه الخاصية في تجربته عام ١٩٥٠م حيث استخدم أنبوبة شعرية زجاجية مثنية الطرفين مملوءة بالماء ووضعها في جهاز الطرد المركزي لإحداث قوة الشد على عمود الماء ومن ثم حسب قوة الشد في منتصف الأنبوبة وقد سجل أن الماء في الأنابيب الشعرية الدقيقة يتحمل قوة شد تصل إلى- ٢٦.٤ ميجاباسكال قبل تكوين الفقاعة أي انقطاع عمود الماء. أما إذا كان قطر الأنبوبة ٠.٥ مم (وهذا القطر أكبر من قطر معظم الأوعية الخشبية) فإن الماء المشبع بالهواء لا تحدث به فقاعة حتى- ٢ ميجاباسكال وهذه القوة رغم أنها كبيرة بالنسبة لقطر أنبوبة ولم تأخذ في الحسبان بعض القوى المؤثرة (قوى التلاصق، على سبيل المثال) فهي كافية لتأييد نظرية ديكسون ورنر Dixon and Renner لتفسير صعود العصارة فيما يعرف بنظرية التماسك Cohesion theory والتي يمكن القول بأنها هي النظرية الوحيدة التي بإمكانها تفسير صعود العصارة إلى الأوراق في الأشجار الطويلة وكذلك ارتباط مقدار ما يمتص من الماء بمقدار ما يفقد منه علاوة على تماسك الماء في النبات من منطقة امتصاصه إلى منطقة فقده في الأوراق. لقد طورت طريقة الطرد المركزي هذه لقياس مقاومة أوعية الخشب لتكون الفقاعة نتيجة للإجهاد المائي لكي تشمل احتمال تكون الفقاعة من جراء دورات التجمد والذوبان حيث اتضح أن هناك علاقة وثيقة بين التجمد وقطر الوعاء (Davies *et. al.*, 1999) أي تكوين الفقاعة والمساحة العرضية (القطر) للوعاء وكذلك التوصيلية الهيدروليكية للوعاء وأنه قد تتكون الفقاعة عند القطر الحدي critical diameter وهو ٤٤ ميكرومتراً أو أكثر.

(٦,١,١ نظرية التماسك)

من الممكن تلخيص هذه النظرية (نظرية التماسك) بأنه بناء على خاصية تماسك جزيئات الماء العالية في الأنابيب الدقيقة والتي يمكن تبللها بالماء (سليلوز الجدر الخلوية) فإن عمود الماء لا ينقطع حتى لو تعرض لقوى شد عالية (من ٣ إلى ٣٠ ميجاباسكال)

أضف إلى ذلك أن الماء يرتبط ارتباطا وثيقا بجدر الخلايا مثل خلايـا النسيج الوسـطي في الورقة حيث يتبخر هناك. ويكون الماء نظاما متصلا في النبات عـبر جـدر الخلايا المشبعة وإذا حدث التبخر من أية منطقة فإن ذلك يعمل على انخفاض جهد الماء في تلك المنطقة دون دخول الهواء لقوى التوتر السطحي مما يتسبب في تدفق الماء إليها مـن الخشـب ولـو زادت كمية ما يفقد من الماء (عن طريق النتح) عـن كميـة المـاء الممتصـة فـإن الضـغـط في الخشب يقل إلى قيمة أقل من الصفر أي تكويـن شـد علـى عمـود المـاء ينتقـل تأثيره إلى أبعد المناطق وهي سطوح الجذور مما يتسبب في انخفاض جهد الماء هناك ولذا يتدفق الماء مـن التربـة إلى الجـذور. بصـورة أخـرى تقـول النظريـة : إن الشـد النـاتج مـن النتـح وامتصاص الماء أسموزيا بواسطة الخلايا الحية وتميؤ الجدر الخلوية (كلها تـأخذ الماء من مساره في النبات وهـو الخشـب) تعمـل علـى سـحب العصـارة إلى الأعلـى ولا يتقطـع العمود المائي في الأوعية بسبب ظاهرة التماسك سابقة الذكر .

من ناحية أخرى ، فإن مـن الجديـر بالذكر أن تراكـم المواد المصنعة في الورقة في الأنبوب الغربالي في الورقة يعمـل علـى خفـض جـهد المـاء بـها وبالتـالي يتدفـق المـاء مـن العناصر القصيبية إليها بحيث يتكون هناك ضغط موجب يساعد كقوة محركة على تدفق سائل الأنبوب الغربالي إلى أسفل النبات كما سيرد في آلية النقل في اللحاء.

وكـأي نظرية تقـدم لتفسير ظـاهرة مـا ، فقـد انتقـدت هـذه النظريـة طيلـة الفـترة الزمنية التي مضت على ظهورها (منذ عام ١٨٩٤م) ومن الانتقادات مـا أمكـن تفسيره عن طريق البحوث والبعض الآخر لازال معلقا أو بدون تفسير مقنع حتى الآن.

(٢, ١, ٦)نظرية الضغط التعويضي

حـاول بعـض العلمـاء وطـرح نظريـة بديلـه تعـرف بنظريـة الضغـط التعويضـي compensating pressure theory ولكنها هي الأخرى لا تفي بتفسير آلية صعـود العصـارة في الخشـب للقصـور الذاتي بـها (Stiller and Sperry, 1999) ، مـن هنـا تبقـي نظريـة التماسك أفضل نظرية والأكثر قبولا لتفسير صعود العصارة في الخشب.

(٦,٢) اللحاء

منذ قيام العالم هارتج Hartig ١٨٣٧م بعمل البحوث الأولى على اللحاء ومحاولاته الكثيرة للكشف عن تركيب الأنابيب الغربالية وطريقة عملها تواصلت البحوث وكشفت كثيرا من الحقائق العلمية عن اللحاء. عموما، في الوقت الراهن يعرف أن اللحاء يقوم بالنقل بعيد المدى للمواد الممثلة في الورقة وغيرها، لكن الآلية لا تزال غير واضحة. لقد ظهرت عدة أفكار وفرضيات نذكر منها على سبيل المثال لا الحصر الآليات التالية التي تعد فرضيات وهي :

١- الانتشار Diffusion .

٢- الدوران السيتوبلازمي Cytoplasmic streaming : . يحدث الانسياب عبر الأنابيب الغربالية ببطء، استجابة لفرق جهد الضغط الذي يسببه الانتشار الأسموزي للماء إلى داخل الأنابيب الغربالية من جانب المصدر للنظام، وإلى خارج الأنابيب الغربالية من جانب المورد للنظام نفسه. لا يوجد ضخ نشيط للمحاليل بواسطة الأنابيب الغربالية على طول المسار، رغم أن هنالك بعض الأدلة التي تشير إلى أنه في نبات الفاصوليا، تكون عملية الأيض ضرورية للمحافظة على هذه الخلايا في حالة تمنع التشرب وتسمح بتدفق الكتلة.

إن أحد الافتراضات الوضعية يتمثل في اعتبار الحركة السيتوبلازمية مثالا للنقل النشيط للمحاليل، كما اقترح العالم هوجو دي فيرس Hugo de Vires ١٨٨٥م (أحد مكتشفي مذكرات مندل في علم الوراثة)، إذ يتحرك السيتوبلازم، كما هو معروف حول محيط العديد من الخلايا، ويحمل العديد من المحاليل التي تنتقل من عملية إلى أخرى. تكون حركة السيتوبلازم بالدوران السيتوبلازمي حركة نشيطة في العديد من الأنسجة النباتية (وهذه الحركة مهمة في نقل السكريات من خلايا الطبقة الوسطى للورقة إلى الأنابيب الغربالية ونقلها من الأنابيب الغربالية في الأعضاء التخزينية إلى

الخلايا التخزينية، ولكن لما كان السيتوبلازم لا يتحرك في الخلايا الغربالية مكتملة النمو، فإن حركة السيتوبلازم لا يمكن أن تؤدي دورا في عملية النقل في اللحاء، هذا إلى جانب أن هذه الحركة أقل سرعة من سرعة النقل داخل الأنابيب الغربالية. مما تجدر الإشارة إليه، أن تحميل اللحاء النشيط يمكن أن تؤثر فيه منظمات النمو النباتية عن طريق توجيه هذه المركبات للمواد العضوية للتراكم في المناطق المعاملة بالمنظمات (مثلا القمم المقطوعة الرأس). هذا بالإضافة إلى أن تراكم المواد العضوية يثبط عندما يثبط النشاط الأيضي في النبات عن طريق انخفاض درجة الحرارة أو نقص الأكسجين أو باستخدام المثبطات الأيضية، لذلك يمكن الافتراض بأنه يلزم لحدوث هذا التراكم في النبات الحصول على طاقة أيضية (انظر الفصل السابع والعوامل المؤثرة في النقل في اللحاء).

لم تلق هاتان الآليتان التأييد الكافي؛ ولهذا فقد استبعدت عندما عرف أن سرعة النقل في اللحاء أكبر من سرعة الانتشار والدوران السيتوبلازمي بحيث لا تفي بذلك (في حدود ٥٠٠ إلى ١٥٠٠ مم ساعة$^{-1}$) علاوة على أن الدوران السيتوبلازمي لم يلاحظ في بعض النباتات التي درست.

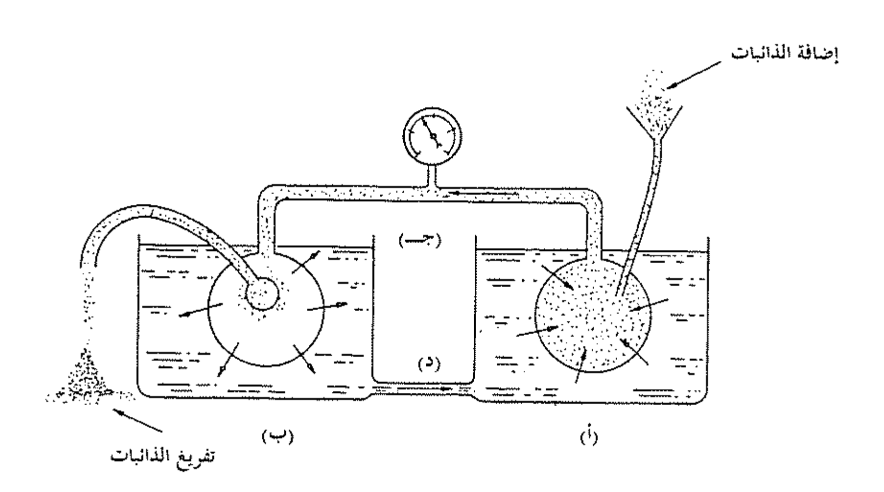
٣- فرضية منخ M nch Hypothesis: وتسمى أيضا، فرضية تدفق الضغط Pressure Flow Hypothesis أو الانسياب الكتلي أو تدفق الكتلة Mass Flow وهي أكثر الآليات المفسرة لكثير من النتائج العلمية المعروفة عن النقل في اللحاء في الوقت الحاضر وليس لها بديل مقترح وإن كان هناك عدد من الحقائق التي لم تأخذها هذه الفرضية في الحسبان.

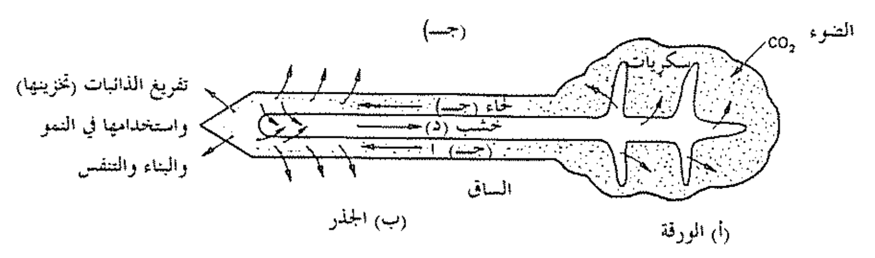
اقترح العالم الألماني منخ Munch منذ عام ١٩٢٧م تقريبا بأن النقل في اللحاء هو ظاهرة انسياب كتلي (أي تدفق كتلة) ووضع نموذجا معمليا يؤيد ذلك. إن هذا النموذج هو الأكثر ذكراً عند معظم علماء فسيولوجيا النبات. ومعظم المعلومات التي

تعرف عن عملية النقل آنذاك ، تم الحصول عليها وجمعها من الاختبارات التي أجريت على نموذج منخ ، وكان معظم هذه الاختبارات موجبا ، أما السالب منها فقد تم التغلب عليه تقريباً. هذا وقد تحولت كثافة المعرفة والرأي خلال الأعوام الماضية في اتجاه هذه النظرية. ليس هناك شك في أن تاريخ هذا النموذج يعطي مثالا جيدا للتقدم العلمي من حيث بناء النموذج واختباره ، والتعديلات المستمرة واللاحقة عليه. فنظرية منخ (تدفق الكتلة) بسيطة ومباشرة ومبنية على نموذج حقيقي يمكن تركيبه بكل سهولة في المختبر وهنا تكمن قوة هذه النظرية.

يتألف النموذج من أزموميترين Osmometers متصلين ببعضهما بواسطة أنبوب ويمكن غمرهما في محلول واحد أو في محلولين مختلفين. يحتوي الأزموميتر الأول بداخله على محلول أكثر تركيزا من المحلول المحيط به(كما هو الحال في العنصر الغربالي في الورقة) ، بينما يحتوي الأزموميتر الثاني على محلول أقل تركيزا من المحلول الذي بداخل الأزموميتر الأول(كما هو الحال في العنصر الغربالي في الجذر أو قرب المورد) ، ولكن كليهما إلى حد ما أكثر تركيزا مما يحيط بهما من محلول. ينتقل الماء إلى داخل الأزموميتر الأول بواسطة الأزموزية Osmosis ، ونتيجة لذلك يبدأ تكون الضغط بداخله ، ولما كان الأزموميتران متصلين ببعضهما ، فإن الضغط ينتقل من الأزموميتر الأول إلى الثاني ، (يحدث ذلك بسرعة الضوء) ، وهذه أساسا ظاهرة انتقال الضغط ، وسرعان ما يؤدي ازدياد الضغط في الأزموميتر الثاني إلى زيادة موجبة في جهد الماء ، تزيد عن ضغط المحلول المحيط ، ونتيجة لذلك ، فإن جزيئات الماء تنتشر إلى خارج الغشاء الذي يحتفظ بجزيئات المذاب ، وتكون النتيجة النهائية هي انتقال الماء أسموزيا إلى داخل الأزموميتر الأول كتدفق كتلة عبر الأنبوب الموصل إلى الأزموميتر الثاني ، وبتحرك الماء أسموزيا أيضا من خارج الأزموميتر الثاني فإن الضغط يتحرر حتى في حالة عدم خروج أي ماء ، وفي حالة وضع الأزموميتر الثاني في محلول أكثر تركيزا من

الذي بداخله، فإن الماء ينتشر إلى المحلول المحيط (به) بدون وجود ضغط. يوضح الشكل رقم (٦،١) رسوماً تخطيطية لمقارنة نظامي الأزموميترين حسب فرضية منخ ونظام التدفق الكتلي في النبات.





الشكل رقم (٦،١). (١) رسم تخطيطي لنظام الأزموميترين يوضح فرضية التدفق الكتلي لمنخ. (٢) رسم تخطيطي لنظام التدفق الكتلي في النبات حيث تشابه المكونات للنظام في (١) مع تلك في (٢).

عن: (Bidwell, 1974).

يتوقف تدفق الكتلة، أو ما يسمى بالانسياب الكتلي Mass flow بمجرد انتقال كمية كافية من الذائبات من الأزموميتر الأول إلى الثاني لمعادلة قواهما الأسموزية.

يحتوي النبات الحي على أنظمة مشابهة للنموذج المقترح من قبل العالم منخ، حيث تمثل العناصر الغربالية الموجودة بالقرب من خلايا المصدر (عادة خلايا الطبقة الوسطية للورقة التي تقوم بعملية البناء الضوئي) الأزموميتر الأول، غير أن تركيز منتجات البناء الضوئي تظل مرتفعة في هذه الأنابيب الغربالية لوجود السكريات المتكونة من البناء الضوئي في خلايا الطبقة الوسطى المجاورة، أما تركيز نواتج البناء الضوئي في الجانب الآخر من الجهاز اللحائي بجوار المناطق المستوردة (المورد) فيكون أقل باستمرار، وذلك لأن هذه النواتج تصبح غير نشيطة أسموزياً، إما لاستهلاكها في عملية الأيض الهدمي، وإما عن طريق اندماجها داخل البروتوبلازم (نمو)، وإما عن طريق تخزينها كنشا أو دهون، وبالطبع فإن عمليات الأيض والنمو والتخزين تتم غالبا في الخلايا القريبة من الأنابيب الغربالية في أنسجة المورد Sink.

تمثل القناة الموصلة بين المصدر source والمورد sink أنسجة لحاء (الأنابيب الغربالية)، أما المحاليل المخففة المحيطة، فهي الأماكن التي يحدث عبرها مسار النقل الميت apoplast (مثل نقل المواد عبر المسافات البينية والجدر الخلوية)، خاصة تلك التي في جدر الخلايا والخشب. سبق لمنخ أن تعرض إلى تقسيم مسار النقل إلى مساري النقل الحي والنقل الميت في نظريته symplast-apoplast theory. وفي عرض العالم منخ لفرضية تدفق الكتلة Mass flow hypothesis ميز مسار النقل الحي في نقل الماء والذائبات عبر الخلايا الحية symplast، وكذلك المسار الميت في نقل الماء والذائبات عبر المسافات البينية والجدر الخلوية apoplast.

أشار عدد كبير من الأبحاث إلى أن حركة المواد الغذائية من الخلايا الكلورنشيمية إلى الأنابيب الغربالية ربما تحدث ضد ممال التركيز؛ أي أن حركة الذائبات من خلية إلى أخرى داخل نسيج الورقة والتفريغ النهائي لهذه الذائبات في عناصر الأنابيب الغربالية، يمكن اعتبارها عملية نشيطة، أي أنها تحتاج إلى طاقة.

وهذه الطاقة يمكن أن تستمد من فوسفات السكر ونظام حامل نشيط ، حيث أشارت بعض الدراسات إلى أن أوراق نبات سكر البنجر تحتوي على كميات كبيرة من فوسفات السكر ، وأن جزيء ATP يشجع حركة أيونات الفوسفات من النسيج الوسطي للورقة إلى اللحاء ، مما يوضح أن فسفرة السكريات تعد عاملا مهما في نقل هذه السكريات عبر أغشية الخلية. تسهل عملية الفسفرة نقل السكروز عبر الأغشية ، أو ربما تنشط هذه العملية جزيء السكروز وبذلك تمكنه من الارتباط مع حمض ما لتكوين مركب أو معقد يمكن جزيء السكروز من المرور بسهولة عبر الأغشية الخلوية.

تفسر آلية تدفق الكتلة انسياب النواتج الأيضية في اتجاه واحد. والمعروف الآن أن حركة الانتقال قد تكون في أي اتجاه حسب المصدر والمورد ، لكن الحركة ذات الاتجاهين لا يمكن أن تحدث في العنصر الغربالي الواحد نفسه وذلك داخل حدود تفسيرات آلية تدفق الكتلة.

يقترح لاختبار نظرية العالم منخ العديد من الطرق التي يمكن أن تبرهن على أنها نموذج جيد في الوقت الحاضر لعدم وجود بديل يأخذ في الاعتبار بعض النقاط المهمة التي قد تتعارض مع الفرضية ومنها تشريح اللحاء ، ومعدل نقل المواد والمواد المنقولة وملء اللحاء وتفريغه من نواتج عملية البناء الضوئي والضغط في اللحاء وبعض التداخلات الأخرى.

وبضرب مثال لإحدى النقاط المعلومة عن التشريح أنه في الوقت الراهن هناك من يعارض تدفق الكتلة في العناصر الغربالية لوجود حواجز تركيبية تعيق التدفق. من الناحية التشريحية يظهر في العنصر الغربالي أجسام خلف الصفيحة الغربالية- وأحيانا مغلقة للثقوب- وذلك في القطاعات المجهزة للفحص بالمجهر الإلكتروني وقد أطلق عليها بروتين P لخواصها البروتينية وكذلك الخيوط السيتوبلازمية والشبكة الخيطية الجدارية وكلها تراكيب تدل على إعاقة تدفق الكتلة. نظرا لحساسية العنصر الغربالي

عند التعامل به كعينة، فالبعض يرى أن ما يشاهد في صور العنصر الغربالي بالمجهر الإلكتروني ما هو إلا أشياء غير موجودة في العنصر الحي وأنها ناجمة عن المعاملة عند التجهيز artifacts. حديثا، نشر بحث (Knoblauch and van Bel, 1998) يؤيد الرأي الأخير حيث رصد معقد العنصر الغربالي-الخلية المرافقة وهي حية دون معاملة باستخدام تقنية تعتمد على استخدام أشعة الليزر كمصدر إضاءة لمجهر مساح Confocal Laser Scanning Microscopy وإحدى صبغات اللصف fluorochromes التي تميز العنصر الغربالي الحي. لقد اتضح أن زيادة شدة الإضاءة تؤدي إلى فصل البروتينات الجدارية من الغشاء الخلوي وتكون شبكة تعمل على سد ثقوب الصفيحة الغربالية، والإصابة الميكانيكية تؤدي إلى انفجار البلاستيدات P Plastids مكونة سدادة لثقوب الصفيحة الغربالية وكذلك تحول البروتينات الجدارية إلى خيوط strands مرنة تمتد بطول تجويف العنصر الغربالي.

أخيرا يمكن تحديد بعض الملاحظات التي يجب أن تفسرها أية آلية مقترحة للنقل في اللحاء وهي:

١ - أن محتويات العناصر الغربالية تقع تحت ضغط وأن حجماً كبيراً من السوائل يعبرها في فترة زمنية وجيزة.

٢ - قد تنتقل المواد بسرعة كبيرة تتراوح ما بين ٣٠ و ٢٠٠ سم/الساعة. لقد سجلت قراءات أكبر من ذلك خاصة في أنسجة اللحاء التي قد تضررت بسبب ما.

٣ - قد ينعكس اتجاه التدفق في الأنبوب الغربالي من وقت لآخر، لكن ليس في العنصر الغربالي الواحد، وقد يكون اتجاه النقل في الأنابيب الغربالية المتجاورة مختلفا.

٤ - حيوية العناصر الغربالية وموتها يوقف النقل في ذلك الجزء من النبات مع أن بعض البحوث يشير إلى عدم تأثر النقل بتسميم العناصر الغربالية ولكن هذه النقطة لا زالت غير واضحة ومجال للنقاش والجدل.

على أية حال، هناك ملاحظتان لا تتفقان مع فرضية منخ وهي أولا أن الفرضية تدل على أن النقل في العناصر الغربالية هو ظاهرة فيزيائية بينما يتميز نسيج اللحاء بمعدل تنفس عالٍ يرافقه وجود المركب الناقل للطاقة ATP في عصارة اللحاء وبتركيز عالٍ، أيضا، (٠.٤ مليجزيئي) وبطول المسار عكس السكر الذي يكون له ممال تركيز من المصدر إلى المورد. أما الملاحظة الثانية فهي تعارض التدفق الفيزيائي الذي في اتجاه واحد مع ما نشر من أدلة على أن النقل في الأنبوب الغربالي وليس العنصر الغربالي قد يكون في اتجاهين حسب العرض من المصدر والطلب من المورد.

الفصل السابع

العوامل المؤثرة في النقل

(٧,١) المقدمة

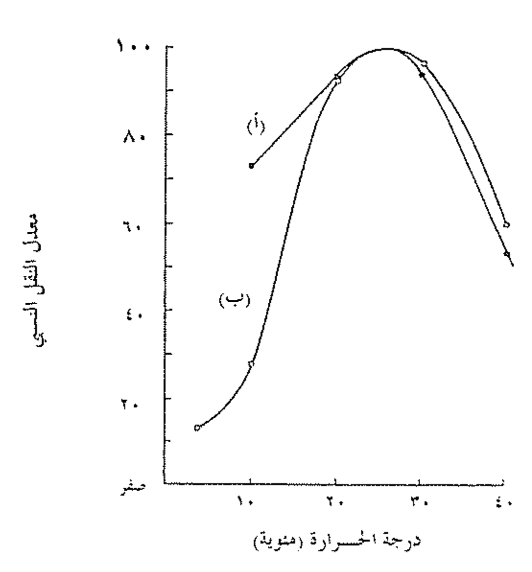
يتأثر معدل النقل بالعديد من العوامل الداخلية والخارجية والتي سيذكر بعضها، وهذا ليس حصرا بل أمثلة لما قام به الباحثون في هذا المجال على الرغم من صعوبة إجراء مثل هذه البحوث لتداخل هذه العوامل والتعامل مع عينات شديدة الحساسية للمعاملة و تغير طبيعة النقل في اللحاء.

(٧,٢) درجة الحرارة

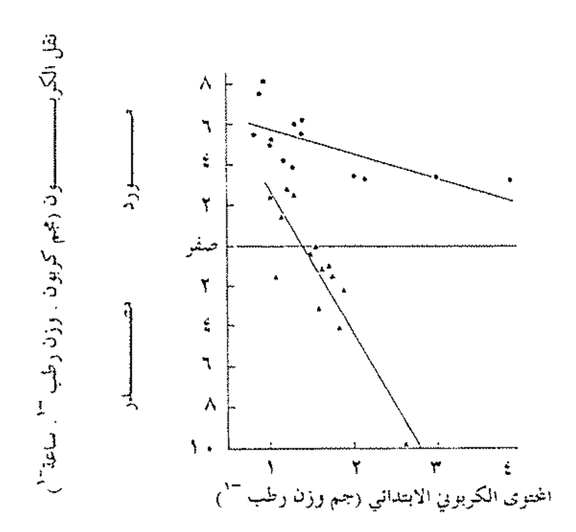
لعله من الصعوبة بمكان تحديد تأثير درجة الحرارة في عملية مثل معدل النقل بحد ذاته وهو مرتبط بعمليات فسيولوجية أخرى تتأثر هي الأخرى بدرجة الحرارة. يتوقف النقل تقريبا عند درجة حرارة ٥٠°م ومنه تستخدم هذه الظاهرة، تقليديا، للتمييز بين النقل في اللحاء والنقل في الخشب. من ناحية أخرى، تستخدم درجات الحرارة

المنخفضة للتعرف على مدى مساهمة الأيض في معدل النقل في اللحاء ومعرفة ما إذا كان نقلا نشيطا أم نقلاً غير نشيط. من هنا، حاول عدد من الباحثين دراسة النقل بطريق غير مباشر حيث استخدم مدى التغير في وزن العضو (المورد) الجاف للاستدلال على معدل النقل وكانت درجة الحرارة المثلى للحصول على معدل أمثل للنقل في نبات الفاصوليا هي ما بين ٢٠ و ٣٠°م. لقد اتفقت نتائج دراسة أخرى على نباتات أخرى تم فيها قياس طول الساق بعد تعريض أوراق النبات إلى درجات حرارة مختلفة موضعيا ولكن النبات بكامله عند درجة حرارة ثابتة، وغذيت الأوراق بالسكر وكان معدل النقل مطابقا للاستنتاج السابق بطريقة الوزن الجاف (Swanson and Böhning 1951) كما يتضح من الشكل رقم (٧.١) سواء لكامل النبات أم عنق الورقة. لقد وجد مثل ذلك، أيضا، في نباتات أخرى (نبات الذرة، على سبيل المثال) وعليه فإن معدل النقل في اللحاء كغيره من العمليات الفسيولوجية يزداد بارتفاع درجة الحرارة إلى المعدل الأقصى ثم يتناقص حسب المدى الحراري الذي ينمو فيه النبات. من الجدير بالذكر أن المعامل الحراري Q_{10} للنقل في المدى الحراري من ٢٠ إلى ٣٠° م يقارب ١.٣ وهو يعكس الظواهر الفيزيائية بينما ذلك للظواهر الأحيائية ٢ وأكبر، أما المعامل الحراري في درجات الحرارة المنخفضة فقد يصل إلى ٦ (Ting, 1982).

من ناحية أخرى، هناك ما يشير إلى أن اختلاف درجة حرارة الجذور عن درجة حرارة المجموع الخضري له تأثير في اتجاه حركة الكربون المشع المثبت في نواتج البناء الضوئي من الورقة (للأعلى أو للأسفل)، أي أن درجة الحرارة تؤثر في عمليات الأيض المسئولة عن ملء الأنبوب الغربالي (من المصدر) وتفريغه (إلى المورد) (Hartt, 1965). تشير إحدى الدراسات (Walker and Ho, 1977).على ثمار نبات الطماطم وتأثير درجة الحرارة في اتجاه النقل إلى الثمرة أن انخفاض درجة الحرارة يجعل من المورد (الثمرة) مصدرا كما يشير إليه الشكل رقم (٧.٢).



الشكل رقم (٧,١). تأثير درجة الحرارة في معدل نقل السكر من أوراق نبات الفاصوليا (أ) عنق الورقة و (ب) كامل النبات. عن: (Swanson and Bohning, 1951).



الشكل رقم (٧,٢). معدل نقل الكربون إلى داخل ثمار الطماطم وخارجها لفترة ٤٨ ساعة كدالة لمحتوى الكربوني الابتدائي للثمرة التي بقيت عند درجة حرارة ٢٥± ٤°م (•———•) أو عند درجة ٥± ١°م (▲———▲). عن: (Walker and Ho, 1977).

(٧,٣) مثبطات الأيض

يبدو أن مثبطات الأيض وهي عديدة (السيانيد والأزايد وثنائي نيتروالفينول DNP وأنتيمايسين وفالينومايسين ونقص الأكسجين، على سبيل المثال) تثبط نقل السكريات ولكن الشكوك وعدم التأكد تدور حول تفسير هذا التأثير، هل هو في عملية النقل نفسها، أو في العمليات الفسيولوجية الأخرى التي يرتبط بها النقل وهي أيض الخلايا في المصادر والموارد؟ لأن المثبط لابد وأن يكون محدودا في العناصر الغربالية وهو أمر يتم عادة بالجراحة ومعروف ما يصاحب ذلك من ردود فعل وتغيرات يطول شرحها.؟

(٧,٤) الإضاءة

يزداد معدل البناء الضوئي وبالتالي تكوين السكريات بزيادة شدة الإضاءة مما يقود إلى زيادة في نسبة المجموع الجذري : المجموع الخضري. يستدل من ذلك زيادة في معدل النقل إلى المجموع الجذري من المصدر. لقد درست هذه العلاقة وتأثر النقل ومنها، على سبيل المثال، استخدم ثاني أكسيد الكربون المشع في تغذية نبات فول الصويا وبعد ١٥ دقيقة وضعت بعض النباتات تحت إضاءة وأخرى في الظلام وجرى تتبع النقل بعد ثلاث ساعات في أعضاء النباتات حيث وجد أن أكبر كمية من الإشعاع كانت في جذور النباتات التي وضعت في الظلام (Nelson and Gorham, 1957). إن في ذلك تأكيد لتأثر عملية النقل بالضوء، وهناك دراسات أخرى يستدل منها على أن نوع الضوء يؤثر بدرجات مختلفة حيث إن أكبر تأثير يكون للضوء الأحمر والأزرق.

(٧,٥) الهرمونات

تنشط الهرمونات النباتية نمو الخلايا والأنسجة مما يفرض احتياج مثل هذه المناطق إلى مواد أيضية للبناء والطاقة ولا بد من نقلها من مواقع أخرى لكي يتم ذلك.

من هنا فالكثير من الباحثين يرون أن أيض مثل هذه المواقع (موارد) له تأثير كبير في عملية النقل وبالتالي معدله. من الأمثلة التقليدية لتأثير الهرمونات النباتية، خاصة السيتوكاينينات في عملية النقل أن المعاملة تؤدي إلى نقل المواد الذائبة من الأجزاء الأخرى إلى الموقع المضاف إليه الهرمون(النقطة من محلول الهرمون على الورقة المسنة). من المحتمل أن يكون هذا التأثير إما عن طريق تغيير في نشاط المورد الأيضي metabolic sink activity وإما عن طريق النقل الموجه hormone-directed transport وإما بآلية أخرى غير معروفة. من هنا، فإن الهرمونات يمكن أن تؤثر إما في عملية ملء اللحاء وإما في تفريغه بمادة ذائبة معينة أو طور أو حتى نظام نقل معين.

مع أن البحوث في مجال توزيع الذائبات في النبات وتأثرها بالهرمونات كثيرة إلا أنه ليس من المؤكد أن الهرمونات تؤثر في عملية النقل بطريقة مباشرة أو غير مباشرة. ومع ذلك فإن نتائج أحد البحوث تشير إلى أن الأوكسين IAA ينشط نقل المواد المصنعة في البناء الضوئي إلى حبوب القمح التي في طور التكشف، وأن تنشيط تراكم السكر المعلم من بعض المناطق يوقفه حمض بارا-كلوروميركوريبنزين سلفونيك Para-chloromercuribenzene sulfonic acid والإيريثروسين ب Erythrosin B. رأى الباحثون أن التأثير في عملية التبادل على الأغشية أولي (Darussalam, *et.al.*, 1998). كما درس تأثير هرمون الجبريللين على بادرات نخلة التمر من صنف روثانة (Basalah, 1992) ونقل السكروز، ووجد أن هذا الهرمون المضاف للورقة ينشط نقل السكروز إلى موارده (الجذور، والجزء القمي من الورقة المضاف إليها الهرمون، وكذلك الورقة الثانية)، وكانت كمية النشاط الإشعاعي أعلى نسبيا في الجزء الحمضي من السكريات منه في الجزء القاعدي، وهذا قد يكون فيه إشارة إلى أن حمض الجبريللين قد يؤثر على توجيه وأيض metabolism نواتج البناء الضوئي.

إن أكثر ما يثير الحيرة والدهشة هو قدرة الهرمونات على محاكاة - ولو جزئيا - تأثيرات التراكيب التكاثرية (تكوين الثمار بعد الإخصاب) وقمم السيقان الخضرية (السيادة القمية). إن في هذا دلالة على أن الهرمونات تبنى في تلك المناطق أو تنقل إليها للمساهمة في التأثير ولكن لابد من التميز بين تأثيرها المباشر في عمليات الموقع الأيضية وبين أن يكون التأثير هو عملية توجيه، فعلى الرغم من البحوث العديدة فإنه يبدو أن الفصل بينهما ممكن. من أقرب الأمثلة على ذلك أن الكاينتين ينشط نقل (توجيه) حمض جاما-أمينوبيوتيريك γ-aminobutyric acid إلى موضع قطرة الكاينتين على الورقة المفصولة مع أن هذا الحمض لا يدخل في تركيب البروتين (نشاط أيضي للمورد). ويبدو كمثال آخر، أن وضع الأكسين في موقع في العينة (ساق النبات) ينشط نقل الأكسين من المناطق الأخرى إلى ذلك الموقع (Osborne. 1959). لقد لوحظ أيضا، أن حمض الجبريلليك أكثر فعالية في توجيه النقل في أوراق الجيرانيوم من السيتوكاينين والأوكسين.

من ناحية أخرى، فقد بينت دراسة أخرى (Seth and Wareing. 1967) أن الأكسين أكثر فعالية من الجبريللين أو الكاينتين في تنشيط نقل الفوسفور المشع إلى قمة السلامية في نبات الفاصوليا المزال جزء من قمته والموضوع على المقطع الهرمون (لانولين + الأكسين).

(٧,٦) الإجهاد المائي

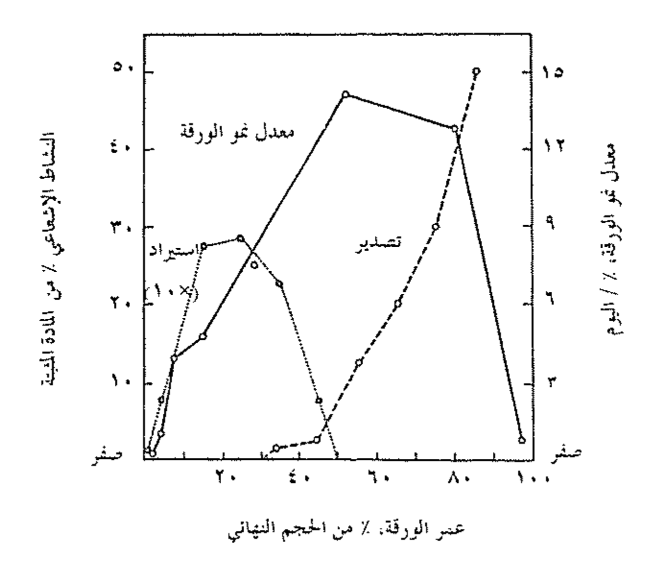
درس بعض العلماء (Wardlaw. 1969) تأثير الإجهاد المائي في سرعة النقل عبر اللحاء لنباتات منها القمح وبتتبع الكربون المشع وكان الاستنتاج النهائي أن التأثير ضئيل جدا إن لم يكن معدوما حتى عند التعرض للإجهاد المائي الحاد ولكن لوحظ انخفاض في معدل البناء الضوئي الذي قد يعود إلى تأثير الإجهاد المائي على الثغور. من

ناحية أخرى ، تبين أن الصدمة الأسموزية لجذور نبات الفاصوليا تخفض عملية البناء الضوئي ولكن النقل يستمر لعدة ساعات بعد الصدمة ، وقد يبدو ذلك متوقعا من نظام حي (العناصر الغربالية) يتميز بجهد مائي أكثر سالبية من النظم الحية الأخرى (Hoddinott *et. al.* 1979). لقد وجد في دراسة لتأثير الإجهاد المائي (-٢ ميجاباسكال) في نوعية وكمية مكونات عصير اللحاء في نبات البرسيم (Girousse *et.al.*, 1996) ازديادا في المحتوى من الحمض الأميني البرولين مع الانخفاض في جهد ماء الورقة ، لكن التغير في الأحماض الأمينية الأخرى كان ضئيلا. أضف إلى ذلك ما لوحظ من زيادة كبيرة من البرولين في عصير لحاء نبات الترمس Lupin عند تعرض النبات للإجهاد المائي (Hoad, 1978). من تأثيرات الإجهاد المائي في عملية نقل المواد المصنعة في البناء الضوئي ما ذكر في أحد البحوث (Escobar-Gutierrez, *et al.*, 1998) من زيادة في محتوى عصارة اللحاء من السكريات وخاصة السوربيتول (لتفضيل بنائه) عند تعرض نبات الخوخ للإجهاد مقابل انخفاض كبير في محتوى الأوراق من السكروز والنشا.

(٧,٧) عمر الورقة وموقعها

إن طور التكشف وموقع الورقة المصدرة للمواد المنقولة من نواتج البناء الضوئي لهما دور في تحديد نمط النقل حيث إن لكل ورقة دور في موازنة الكربون في النبات حسب عمر وموقع الورقة كما توحي به دراسة على نبات *Perilla frutescens* باستخدام الكربون المشع (Preston, 1998). يكون النقل عادة من الأوراق مكتملة النمو إلى الأوراق التي في طور التكشف كما تشير إليه بعض البحوث (الشكل رقم ٧.٣) على نبات فول الصويا. تشير دراسة أخرى (Wang *et.al.*, 1997). على نبات أحد الصباريات *Opuntia ficus*-indica أن عمر العضو له دور في عملية النقل حيث وجد عند مقارنة ساقين ورقيتين cladodes ناميتين من ساق ورقية واحدة (الأم) وإحداهما

عمرها ١٤ يوما (صغيرة) والأخرى ٢٨ يوما (كبيرة) أن الساق الصغيرة كانت موردا للماء والمواد الغذائية من الساق الأم بخلاف الساق الكبيرة فكانت مصدرا يحصل على الماء من الخشب ومن ثم يصدر ما يقارب ٦٪ منه مع بعض المواد الناتجة من عملية البناء الضوئي إلى الساق الأم. لقد استخدمت تقنية المواد المتبعة tracers في اللحاء للوصول إلى هذه النتائج.



الشكل رقم (٧.٢) نقل السكريات المعلمة بالكربون المشع من خلايا نبات فول الصويا وإليها كدالة لعمر الورقة، بعد تعريض الأوراق لثاني أكسيد الكربون المشع لمدة ساعتين والتقدير بعد ستة أسابيع.

عن: (Thrower, 1962).

عموما، ليس هناك نقل للمواد المصنعة إلى الأوراق مكتملة النمو وتستمر طول حياتها مصدر ما لم يتكون مورد استثنائي مثل تغذي حشرات المن أو الإصابة الفطرية. يكون النقل، عادة، من أقرب المصادر إلى أقرب الموارد، فالأوراق العلوية في النبات

مصدر للقمة النامية والأوراق الصغيرة ؛ وأوراق النبات السفلية مصدر للجذور ؛ والأوراق في وسط النبات مصدر للأعلى أو الأسفل حسب الحاجة ، وعند فصل مورد (قطع قمة الساق ، على سبيل المثال) يتغير هذا الاتزان ويستجيب النبات بالتعويض لهذا الحدث.

(٧,٨) عوامل أخرى

يرد في كثير من المراجع العلمية ذكر لتأثير عامل معين في عملية من العمليات الفسيولوجية ، وتظهر صورة التأثير للقارئ ، غالبا ، محددة وواضحة إلى حد ما ، لكن الأمر قد يختلف عند دراسة المؤثرات في عملية النقل ومعدله ، ويكون تفسير التأثير في معظم الحالات بعدة احتمالات قد لا يكون القارئ محيطا بها جميعا لكي تنطبع صورة التأثير في تفكيره ، وقد يعود ذلك إلى أن النقل في اللحاء نقل في مسار حي يعتمد على ترابطه (أي النقل) مع مواقع أخرى حية ، أيضا ، وتتأثر بالعامل نفسه الذي يتأثر به النقل في اللحاء وفي النهاية لا يستطيع القارئ الوصول إلى استنتاج محدد. وللإيضاح ، يرتبط اللحاء بالخلية المرافقة وبخلايا المصدر وخلايا المورد وهي حية تتأثر بما تتأثر به الأعضاء الغربالية. من هنا فقد يكون النقل في اللحاء هو إحدى العمليات التي يمكن أن تتأثر بأكبر عدد من العوامل- إن لم يكن جميع العوامل المؤثرة في النبات- ومع ذلك لم يكن هناك أي تأثير واضح ومحدد لأي من العوامل المذكورة.

على أية حال ، تشير بعض البحوث إلى وجود علاقة بين البورون وعملية النقل في اللحاء حيث إن نقص البورون يخفض معدل النقل في اللحاء ، ولأنه لم يثبت بعد أي دور للبورون في إنزيمات أيض السكريات ، كان الاقتراح هو أن البورون يكون معقدا متأينا مع السكر ليسهل عملية نقله عبر الغشاء ، ومما يؤيد ذلك ما ذكر سابقا بأن اللحاء في بعض النباتات يحوي معقدات متأينة مثل السوربيتول-بورون-سوربيتول

(انظر المواد المنقولة). أوردت دراسة أخرى (Bellaloui, *et. al.*, 1999) حول العلاقة بين محتوى سكر السوربيتول وامتصاص البورون المشع ^{10}B وتوزيعه ونقله من أوراق نبات التبغ بعد رشها بمحلوله أن تكوين السوربيتول يرافقه زيادة في تركيز البورون في أنسجة النبات مع زيادة في امتصاصه. أضف إلى ذلك أن رش الأوراق المسنة بمحلول البورون ينتج عنه نقل للبورون إلى القمم الإنشائية في النباتات التي تستطيع بناء السوربيتول، فقط.

من العوامل الأخرى التي ورد أنها تؤثر في النقل هو ممال التركيز ويخضع ذلك لنمط الانتشار (النقل من منطقة التركيز العالي إلى منطقة التركيز المنخفض)، لكن الأدلة على النقل النشيط وأنه ضد ممال التركيز تبدو أرجح وأن المهم هو وجود ممال للضغط ومن ذلك تبلورت الآراء لتأييد فرضية تدفق الضغط التي وضعها منخ.

من المعروف أن للعناصر المعدنية تأثيرات مختلفة في العمليات الحيوية المختلفة حسب تركيز العنصر نقصا أو زيادة. في هذا السياق، أيض السكريات حيث عرف أنها تتراكم عند تعرض النباتات لزيادة في التركيز، فعلى سبيل المثال يتراكم السكروز والسكريات المختزلة والنشا في الأوراق الثلاثية لنبات الفاصوليا عند تعرضها لتراكيز سامة خلال يوم أو يومين من العناصر الكوبالت والنيكل والزنك ويصاحب ذلك انخفاض في معدل نقل الكربون المشع في اللحاء (Samarakoon and Rauser, 1979).

يتم نقل الكربون المختزل (في البناء الضوئي) نقلاً بعيد المدى على هيئة سكروز ومانيتول في نبات الكرفس .*Apium graveolens* L وقد عزي وجود المانيتول إلى مقاومة هذا النبات للملوحة وهذا ما تشير إليه دراسة على ناقل السكروز واستخدام التنسيل cloning وتعريض النبات إلى ملوحة كلوريد الصوديوم (٣٠٠ مليجزيئي) لمدة ٣٠ يوما. (Noiraud *et. al.*, 2000) لقد تبين في دراسة أخرى (Baxter and Farrar, 1999) على حركية تصدير الكربون من المصدر في نبات *Poa alpina* أنها تتغير بزيادة تركيز ثاني أكسيد

الكربون الجوي حول النبات وتوافر العناصر الغذائية حيث تكون السكريات في المصدر (الأوراق) من نمط الفركتان ولا يمثل السكروز أكثر من ١٣-٢٥٪ وهذا ما يؤيد فرضية أن أكسيد ثاني الكربون يغير من معدلات النقل في اللحاء بآلية التغذية الرجعية feedback من المورد في وجود عناصر غذائية كاملة لكن قلّة العناصر تقلل من معدلات النقل بسبب انخفاض مخزون سكر النقل في الأوراق.

من العوامل المتفرقة المؤثرة في النقل في اللحاء تشابه تأثير الإصابة بالديدان الخيطية الطفيلية (النيماتودات) مع تأثير الهرمونات فيما ذكر بالنقل الموجه بالهرمون (نقطة محلول الهرمون على الورقة المسنة المذكورة سابقا) حيث إن إصابة الجذر بالطفيلي توجه تفريغ العنصر الغربالي وفي اتجاه موقع تركيب التغذية syncytium للطفيلي قرب العمود الوعائي في الجذر (Bockenhoff *et. al.*, 1996). من ناحية أخرى ، تبين أن إصابة نبات البطيخ *Cucumis melo* L. بفيروس تبرقش الخيار الفسيفسائي CMV يؤثر في أيض ونقل السكريات من المصدر إلى المورد (Shalitin and Wolf, 2000) حيث إن أوراق المصدر المصابة بالفيروس تتميز بتراكيز عالية من السكريات المختزلة وانخفاضٍ نسبي في المحتوى من النشا وزيادة في معدل التنفس مع انخفاض في معدل البناء الضوئي. كان السكر السائد المنقول في هذا النبات هو سكر الستاكيوز ويشكل السكروز جزءاً رئيسيا للسكر المنقول في الأوراق المصابة.

أما تعرض النبات لبعض الظروف الناجمة عن النشاط البشري ومنها استخدام المبيدات والمخصبات والمواد الملوثة ومنها الملوثات المؤكسدة وتأثيرها على عملية النقل في اللحاء فليست الصورة بأفضل من غيرها من العوامل. في إحدى الدراسات ، على سبيل المثال ، عن تأثير الأوزون على النقل في نبات القطن ، ظهر أن الأوزون يخفض نقل المواد المثبتة في البناء الضوئي أكثر من تأثيره على تثبيت ثاني أكسيد الكربون وأن حركية التدفق يحتمل أن تعكس تضرر الغشاء الخلوي في العنصر أو الوصلات البلازمية

لخلايا النسيج الوسطي في الورقة أو الخلايا المرافقة (Grantz and Farrar, 1999). قبل ذلك، عرف أن تعرض النبات لفترة طويلة للأوزون تؤدي إلى انخفاض في توزيع الكربون على المواقع في النبات، وهذا يؤدي إلى انخفاض في في نمو الجذور، لكن التأثير التراكمي لإجهاد الأوزون على المدى الطويل لم يكن محددا. من هنا يبدو أن تأثير الأوزون يبقى حتى بعد إزالة الإجهاد لفترة طويلة. من هذه التأثيرات زيادة الحساسية للإجهادات الأخرى (عدة سنوات) وانخفاض محتوى الساق من النشا للحاجة إلى نقل نواتج تكسيره إلى الجذور للتعويض ولو جزئيا في انخفاض محتوى الجذور من النشا. إن هذه التأثيرات ناجمة من تأثير الأوزون الأساسي وهو انخفاض معدل البناء الضوئي (Anderson, *et.al.*, 1997).

ذُكِر في بحث لتأثير التيار الكهربائي المستمر على إزهار نبات *Pharbitis nil* Choisy cv Violet أن التيار يوقف جزئيا، في الأقل مؤقتا، نقل مستحث الإزهار من الفلقات إلى القمة النامية، وأن القطبية من الجذر إلى القمة (Maeng *et. al.*, 1994). وعند دراسة التغيرات في عصارة اللحاء للنبات المعرض للتيار الكهربائي ذكر وجود عديد الببتيدات (٢٠ كيلودالتون) وأنه يفترض أن يقوم بدور في استحثاث الإزهار في هذا النبات (Lee *et. al.*, 1996). ومن الطريف، أيضا، أن يتوقع بعض العلماء (Strauss, 1999). بعد أكثر من ثلاث سنوات أن يكون جزيئا للحمض النووي الرايبوزي RNA هو المسئول عن إشارة الاستحثاث بعد إيجاز مبسط لما هو معروف عن وجود RNA في عصارة اللحاء دون إشارة لهذين البحثين وهو مجال للربط بين البروتين و RNA.

الفصل الثامن

تدوير وإعادة استخدام المواد

يعاد توزيع الأيونات والمواد المصنعة أو المتراكمة في الأوراق، حسب احتياج النبات، عن طريق نسيج اللحاء، بناء على توافر ومقدرة ذلك الأيون أو المركب في الدخول إلى الأنابيب الغربالية، ويعرف هذا بالنقل إلى أسفل (لاحظ التراكيز في الجدول رقم ٤.١). بعد وصول الأيونات أو المركبات إلى الجذر عبر تيار النقل النازل في اللحاء، إما أن تنقل الأيونات أو المركبات مع تيار النتح الصاعد في الخشب وإما أن يعاد استخدامها، وقد تعاود دورتها السابقة من استخدام أو إعادة نقلها مرة أخرى.

يستدل من الدراسات الأولى، وباستخدام المواد المشعة وتتبع حركة الأيونات أن عناصر البوتاسيوم والصوديوم والمغنيسيوم والفوسفور والكبريت والكلور والحديد والمنجنيز والزنك والنحاس والموليبدينوم تنتقل في نسيج اللحاء بكميات متفاوتة ويكون انتقال الأيونات في نسيج اللحاء من الأوراق العلوية أو الأوراق المسنة خاصة قبل بدء سقوطها للاستفادة منها وإعادة توزيعها. في الحالة الأخيرة، قد يكون الانتقال في أي اتجاه أو تعود مرة أخرى إلى أوعية الخشب للانتقال إلى أعلى. ولإيضاح ذلك، تشير إحدى الدراسات (Wolf *et.al.*,1991) عن دور الساق في تجزئة البوتاسيوم والصوديوم في نبات الشعير واستخدام نموذج تجريبي لمحصلة تدفق البوتاسيوم والصوديوم في خشب ولحاء النبات أن تصدير البوتاسيوم عبر لحاء الأوراق المسنة أكبر

من استيراده عبر الخشب بخلاف الصوديوم. يستدل من النموذج ، أيضا ، أن الأوراق المسنة والسفلية تزود الجذور بالبوتاسيوم الذي يصدر معظمه إلى المجموع الخضري عبر الخشب. أما الأوراق العلوية فيصدر البوتاسيوم منها إلى القمة النامية. تزود الأوراق الصغيرة بالبوتاسيوم والصوديوم حيث الأفضلية للخشب في التزويد بالصوديوم وللحاء في التزويد بالبوتاسيوم. إن النتيجة هي أن مجموع هذه العمليات في سلاميات الساق تؤدي إلى توزيع لهذين الأيونين غير منتظم حيث يحتفظ بمعظم الصوديوم في الأوراق المسنة وقواعد سلاميات الساق بينما البوتاسيوم متوافر لنمو الأنسجة بتوزيعه عبر اللحاء.

تجدر الإشارة إلى أن هناك عنصرين ذكر أنهما لا ينتقلان عبر اللحاء وهما : الكالسيوم ، والبورون ، ولذا يطلق عليهما أحيانا غير متحركين immobile ، لكن هناك بعض الدراسات تشير إلى حركة هذين العنصرين في اللحاء ولو لمسافات قصيرة ، أو بكميات ضئيلة مع أن طرق البحث السابقة لم توفق في اكتشاف ذلك. في دراسة على نبات الفاصوليا (Bukovac and Wittwer,1957) واستخدام المواد المشعة لمعرفة مدى انتقالها في اللحاء صنفت الأيونات حسب حركتها كما في الجدول رقم (٨،١).

الجدول رقم (٨،١). حركة العناصر المعدنية في اللحاء.

متحرك	متحرك نسبيا	غير متحرك
البوتاسيوم	الحديد	الليثيوم
الروبيديوم	المنجنيز	الكالسيوم
الصوديوم	الزنك	السترانشيوم
الفوسفور	الموليبدينوم	البورون
المغنيسيوم	النحاس	الباريوم
الكبريت		
الكلور		

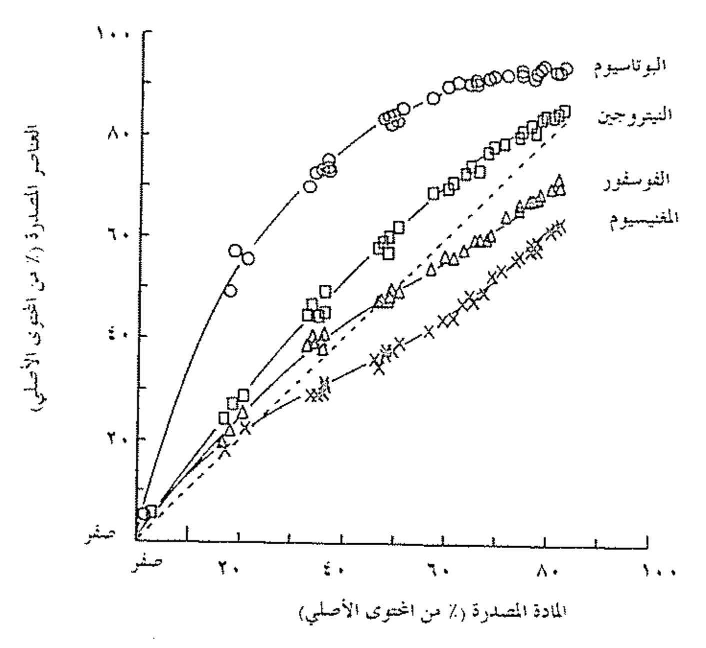
والجدير بالذكر أن هذه النتائج متفقة مع ظهور أعراض النقص، تقريباً.

من الأدلة الحديثة التي تذكر أن بعض النباتات (الكرفس والخوخ، على سبيل المثال) ينتقل البورون في لحائها بشكل معقد ذائب سوربيتول-بورون-سوربيتول أو خليط من معقدات يدخل مع السوربيتول سكر الفركتوز (Hu *et. al.*, 1997). من ناحية أخرى، تشير إحدى الدراسات الحديثة (Brown *et. al.*, 1999). وباستخدام البورون المشع أن النباتات المهندسة وراثيا لإنتاج السكريات الكحولية (سوربيتول، على سبيل المثال) تختلف عن النباتات البرية (الطبيعية) والتي عادة لا تكون السكر الكحولي وذلك في أن البورون متحرك في لحائها مما ييسر إعادة استخدام البورون عند التعرض لنقص في ذلك العنصر. لقد سبق الإشارة إلى نتيجة البحث في العلاقة بين محتوى سكر السوربيتول وامتصاص البورون وتوزيعه ونقله في نبات التبغ (انظر الفقرة رقم ٧.٨).

أخيرا، ليس من الضروري أن يكون الانتقال وإعادة التوزيع على صورة أيونات، بل ينقل بعضها في صورة مركب أو مركبات كالنيتروجين ونقله على هيئة الحمض الأميني الجلوتامين. مما تقدم فالمواد غير العضوية تنقل إلى الأعلى عبر الخشب وإلى الأسفل أو الأعلى، حسب المورد sink، عبر اللحاء كما قد يستدل من تركيز المواد العالي في اللحاء (الجدول رقم ٤.١). فوق ذلك وحسب نموذج كليير Kleier Model للتنبؤ بحركة المواد الحيوية الغريبة (غير المألوفة) xenobiotics في اللحاء فقد أوضحت إحدى الدراسات (Brudenell *et. al.*, 1999) أن الآلية التي تتحرك بها مركبات الجلوكوسينولات glucosinolates يمكن تفسيرها حسب نظرية النفاذية الوسطية intermediate permeability طبقا لخواص المادة الكيميائية الفيزياتية مثلها في ذلك مثل مجاميع المركبات الداخلية التي يكونها النبات.

قد تنقل المواد العضوية من أجزاء النبات إلى الثمرة، مثلا، وبها البذور التي تحتاج إلى كميات كبيرة من المواد لتخزينها ومن ثم استغلالها عند الإنبات حتى تتمكن

البادرة من الاعتماد على نشاطها وتفاعلها مع البيئة. يستغل هذا المخزون الغذائي بعد تكسيره إن كان على هيئة معقدات للنمو بعد نقله إلى المناطق الإنشائية في الجنين. من ناحية التغذية المعدنية تحصل البادرات على بعض العناصر الضرورية من السويداء endosperm بطريقة مشابهة للحصول على المغذيات الأخرى. في دراسة لحركية الانتقال لأربعة عناصر رئيسية من السويداء لنبات الشوفان (Baset and Sutcliffe,1975) تبين أن أعلى معدل للنقل يحدث خلال يومين إلى ثلاثة أيام كما هو موضح في الشكل رقم (٨.١) عند نسب العناصر إلى كمية المادة الجافة المنقولة من البذرة وقد يعود السبب إلى أن العناصر الغذائية الأخرى تخزن على هيئة معقدات لا بد من تفكيكها إنزيميا.



الشكل رقم (٨.١). كمية البوتاسيوم والنيتروجين والفوسفور والمغنيسيوم بالنسبة للمادة الجافة المصدرة من سويداء بادرات الشوفان أثناء الإنبات.

عن: (Baset and Sutcliffe, 1975).

قد يحدث تدوير cycling للعناصر بنظام نقل نشيط مثل ما يحدث عند اكتمال نمو العضو أو النسيج حيث تنقل معظم العناصر الموجودة بـه (الفوسفور والبوتاسيوم والكبريتات وغيرها، على سبيل المثال) إلى البراعم والأوراق الأحدث (الصغيرة). ينقل الكربون المثبت في عملية البناء الضوئي إلى الجذور كمركبات عضوية ويتحد بعضها مع النيتروجين لتكوين مركبات عضوية نيتروجينية تعاد مرة أخرى إلى القمة والأوراق الحديثة. من ناحية أخرى، هناك ما يشير إلى دور الجذور في عملية إعادة توزيع الكبريتات بين الأوراق وأن جزءا من الكبريتات يعاد استخدامه عن طريق الجذور (Sunarpi and Anderson 1998).

تظهر أهمية النسيج التوصيلي وتكامله في تدوير وإعادة استخدام المواد حسب الحاجة ومدى توافر تلك المواد في جزء من النبات. فعلى الرغم من أن العقد الجذرية تثبت النيتروجين إلا أنها تعتمد على المجموع الخضري والنقل في اللحاء في الحصول على جزء كبير من احتياج الجذور والعقد الجذرية (أقل من النصف قليلا)، وهو أمر أوحت به دراسات على النقل باستخدام المواد المشعة وقد أيد ذلك دراسة شاملة وأكثر حداثة ومبنية على استخدام نموذج متكامل للنبات بكامله (Pates *et. al.*, 1979). استخدم في هذه الدراسة نموذج لنقل وتوزيع الكربون والنيتروجين بين أعضاء نبات الترمس الأبيض *Lupinus albus* cv. Ultra حيث من الواضح أن الكربون يثبت في الأوراق والنيتروجين يثبت- ولو جزئيا- في الجذور ويصل بالطبع بين الموقعين النسيج التوصيلي. تفيد هذه الدراسة أن الجذور والعقد الجذرية تعتمد في تغذيتها- ولو جزئيا- على ما ينقل إليها من المجموع الخضري عبر نسيج اللحاء. تشير هذه الدراسة، أيضا، إلى أن الثمار ومناطق النمو في المجموع الخضري يصل إليها بعض النيتروجين عبر اللحاء من الوريقات الثلاثية والبعض من محور المجموع الخضري يشترك في توصيله نسيجي الخشب واللحاء، وباقي احتياج النيتروجين يصل مباشرة عبر نسيج الخشب.

في دراسة أخرى، (Wolf, *et.al.,* 1990) تبين أنه في نبات الترمس الأبيض والمعرض للوحة كلوريد الصوديوم يزداد نقل حمض الأبسيسيك في الخشب إلى عشرة أضعاف وكذلك يزداد نقله إلى الجذر في اللحاء إلى خمسة أضعاف. إن منشأ هذا الفرق في الزيادة هو بناء حمض الأبسيسيك في الجذر ومن ذلك يرى بعض الباحثين أن حمض الأبسيسيك قد يفيد كمؤشر هرموني للإجهاد.

المراجع

Anderson, C.P.; Wilson, R.; Plocher, M; and Hogsetti, W.E. 1997. "Carry-over Effects on Root Growth and Carbohydrate Concentrations of Ponderosa Pine Seedlings." *Tree Physiol.*, 17: 805-811.

Baker, J.M. and van Bavel, C.H.M. (1987). "Measurement of Mass Flow of Water in the Stem of Herbaceous Plants". *Plant, Cell and Environ.* 10: 777-782 .

Basalah, M. O. 1992. "Effect of Gibberellic Acid on the Transport of ^{14}C-sucrose in Date Palm Seedling (cv. Rotana) *Phyton*, 53: 75-78.

Baset, Q. A. and Sutcliffe, J. F. 1975. "Regulation of the Export of Potassium, Nitrogen, Phosphorus, Magnesium and Dry matter from the Endosperm of Etiolatedoat Seedlings (*Avena sativa* cv. Victory)". *Ann. Bot.* (London), N. S., 39: 31-41.

Baxter, R. and Frrar, J.F.1999. "Export of Carbon from Leaf Blades of *Poa Alpina* L. at Elevated CO_2 and Two Nutrient Regimes. " *J. Exp. Bot.* 50: 1215-1221.

Bellaloui, N. ; Brown, B. H. ;and Dandekar, A. M. 1999. "Manipulation of in Vivo Sorbitol Production Alters Boron Uptake and Transport in Tobacco." *Plant Physiol.* 119: 735-742.

Biddulph, S. F. 1956. "Visual Indications of ^{35}S and ^{32}P Translocation in the Phloem. " *Am. J. Bot.*, 43: 143-148.

Briggs, G. E.; Hope, A. B.; and Robertson, R. N. 1961. *Electrolytes and Plant Cell.* Blackwell, Oxford.

Brown, B. H.; Bellaloui; N.; Hu; H.; and Dandekar, A. 1999. "Transgenically Enhanced Sorbitol Synthesis Facilitates Phloem Boron Transport and Increases Tolerance of Tobacco to Boron Deficiency." *Plant Physiol.* 119: 17-20.

Brundenell, A. J. P.; Griffiths; H. ; Rossiter; J. T. and Baker, D. A. 1999". The Phloem Mobility of Glucosinolates. " *J. Exp. Bot.* 50: 745-756.

Bukovac, M. J. and Witter, S. H. 1957. "Absorption and Mobility of Foliar Applied Nutrients. *Plant Physiol.* 32: 428-435.

Buckenhoff; A; Prior; D.A.; Grundler; F.M. and Oparka; K.J. 1996. "Induction of Phloem Unloading in *Arabidopsis Thaliana* Roots by the Parasitic Nematode *Heterodera Schachtii*". *Plant Physio.* 112: 1421-1427.

Burkle; L.; Hibberd; J. M ; Quick; W. P.; Kuhn, C.; Hinter; B. and Frommer; W. B. 1998. "The H^+-Sucrose Cotransport NtSUT' is Essential for Sugar Export from Tobacco Leaves." *Plant Physiol.* 118: 59-68.

Buckenhoff; A.; Prior; D. A.; Grundler; F. M. and Oparka; K. J. 1996. "Induction of Phloem Unloading in *Arabidopsis Thalliana* Roots by the Parasitic Nematode *Heterodera Schachif.*" *Plant Physiol.* 112: 1421-1427.

Chiou; T. and Bush; D.R. 1998. "Sucrose is a Signal Molecule in Assimilate Partitioning". *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 95:4784-4788.

Citovsky; V.; Wong; M.L.;Shaw; A.L.; Prasad; B.V. and Zambryski;P. 1992. "Visualization and Characterization of Tobacco Mosaic Virus Movement Protein Binding to Single-Stranded Nucleic Acids." *Plant Cell* 4: 397-411.

Crafts; A.S. and Broyer; T.C. 1938. "Migration of Salts and Water Into Xylem of the Roots of Higher Plants." *Am. J. Bot.* 24: 415-431.

Cruz; S.S.; Roberts; A.G.; Prior; D.A.M.; Chapman; S. and Oparka; K.J. 1998. "Cell-to-Cell and Phloem-Mediated Transport of Potato Virus X: the Role of Virion." *Plant Cell* 10: 495-510.

Darussalam; Cole; M.A.; and Patrick; J.W. 1998. "Auxin Control of Photoassimilate Transport to and Within Developing Grains of Wheat." *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 69-77.

Davies; S.D.; Sperry; J.S. and Hacke; U.G. 1999. "The Relationship Between Xylem Conduit Diameter and Cavitation Caused by Freezing". *Amer. J. Bot.* 86: 1367.

Esau; K. 1965. *Plant Anatomy*, 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons Inc.

Escobar-Gutiérrez; A.LJ.; Zipperlin; B.; Carbonne; F.; Moing; A. and Gaudillére; J.P. 1998. "Photosynthesis, Carbon Partitioning and Metabolite Content During Drought Stress in Peach Seedlings." *Aust. J. Plant Physiol* 25: 197-205.

Fisher; D.B. and Cash-Clark; C.E.2000. "Sieve Tube Unloading and Post-phloem Transport of Fluorescent Tracers and Proteins Injected Into Sieve Tubes Via Severed Aphid Stylets." *Plant Physiol.* 123: 125-138.

Franceschi; V.R.; Krokene; P.; Krekling; T. and Christiansen; E. 2000. "Phloem Parenchyma Cells are Involved in Local and Distant Defense Responses to Fungal Inoculation or Bark-Beetle Tttack in Norway Spruce (Pinaceae)". *Amer. J. Bot.* 87: 314-326.

GeBler; A.; Schultze; M.; Schrempp; S. and Rennenberg; H. 1998. "Lnteraction of Phloem-translocated Amino Compounds With nitrate net Uptake By roots of Beech (*Fagus Sylvatica*) Seedlings."

Giaquinta, R.T. 1983. "Phloem Loading of Sucrose." Ann. Rev. of Plant Physiol., 32: 485-509.

Gieger; D.R. and Sovonick; S.A. 1976. II. Effects of Temperature, Anoxia and Other Metabolic Inhibitors, on Translocation. pp. 480, 504. In Zimmermann,

M.H. and Milburn J.A., (Eds.), Transport in Plant in Phloem Transport. In A. Pirson and M.H. Zimmermann (Eds). *Encyclopedia of Plant Physiology New Series,* Vol. 1., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Gieger; D.R.; Sovonick; S.A. Shock; T.L. and Fellows; R.J. 1974. Role of Free Space in Translocation in Sugar Beet. *Plant. Physiol.* , 54: 892-898.

Girousse; C.; Bournoville; R. and Bonnemain; J. 1996. "Water Deficit-induced Changes in Concentrations in Proline and Some Other Amino Acids in the Phloem Sap of Alfalfa". *Plant Physiol.* 111: 109-113.

Goldsmith; M.H.M.; 1977. "The Polar Transport of Auxin". *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 439-478.

Golecki; B.; Schulz; A. and Thompson; G.A. 1999. "Translocation of Structural p Proteins in the Phloem". *Plant Cell.* 11: 127-140.

Grantz; D. and Farrar; J.1999. "Acute Exposure to Ozone Inhibits Rapid Carbon Translocation from Source Leaves of Pima Cotton." *J. Exp. Bot.* 50: 1253-1262.

Haritatos; E.; Ayre; B.G. and Turgeon; R. 200. "Identification of Phloem Involved in Assimilate Loading in Leaves by the Activity of the Galactinol Synthase Promoter". *Plant Physiol.* 123: 929-938.

Hartt; C.E. 1965. "The Effect of Temperature Upon Translocation of C^{14} in Sugarcane." *Plant Physiol.* 40: 74.

Hoad; G. V.; 1978. "Effect of Water Stress on Abscisic Acid Levels in White Lupin (*Lupinus albus* L.) Fruit, Leaves and Phloem Exudate". *Planta* 124: 287-290.

Hocking; P.J. 1980. "The Composition of Phloem Exudate and Xylem Sap from Tree Tobacco (*Nicotiana Glauca* Groh). *Ann. Bot.* (*London*) [*N.S.*] 45: 633-643.

Hoddinott. J.; Ehret; D.L. and Gorham; P.R. 1979. "Rapid Influences of Water Stress on Photosynthesis and Translocation in *Phaseolus Vulgaris." Can. J. Bot.* 57: 768-776.

Hu; H.; Penn; S.G.;Lebrilla; C.B. and Brown; P.H. 1997. "Lsolation and Characterization of Soluble Boron Complex in Higher Plants. The Mechanism of Phloem Mobility of Boron". *Plant Physiol.* 113: 649-655.

Humphreys; T.E. 1980. "Sugar-Proton Cotransport and Phloem Loading." *What's New in Plant Physiol.* 11: 9-12.

Imlau; A.; Truenit; E. and Saur; N. 1999. "Cell-to-cell and Long-distance Trafficking of the Green Fluorescent Protein in the Phloem and Symplastic Unloading of the Protein into Sink Tissues." *Plant Cell* 11: 309-322.

Jacob; F.; Neuman; St.; and Strobel; U. 1973. "Studies on the Mobility of Exogen-applied Substances in Plants." *Transactions 3rd. Symp. On Accumulation and Translocation of Nutrients and Regulators in Plant Organisms.* Pp. 315-330. Warszawa. Jablona, Skierniewice, Brzezna. Krabow.

Kempers;R.; Ammeriaan; A. and van Bel; A.J.E. 1998. "Symplasmic Constriction and Ultrastructural Features of the Sieve Element/Companion Cell Complex in the Transport Phloem of Apoplasmically and Symplasmically Phloem-Loading species". *Plant Physiol.* 116: 271-278.

Kleier; D.A. 1988. "Phloem Mobility of Xenobiotics. I. Mathematical Model Unifying the Weak Acid and Intermediate Permeability Theories." *Plant Physiol.* 86:803-810.

Knight; J. 1999. "Acting on Impulse". *New Scientist.* 163: 7.

Knoblauch; M. and van Bel; Aart J.E. 1998. "Sieve Tubes in Action". *Plant Cell* 10: 35-50.

Kramer; P.J. 1969. *Plant and Siol Water Relationships. A Modern Synthesis.* McGraw-Hill Book Co. New York.

Kühn; C.; Barker; L. Bükle; L. and Frommer;W. 1999. "Update on Sucrose Transport in Higher Plants." *J. Exp. Bot.* 50:935-953.

Lee; J.H.; Maeng; M.; Chang; K.K. and Hur; Y. 1996. "Flower-inducing Activity in the Phloem Exudate and Gene Expression Specific to Photoperiodic Floral Induction in *Pharbitis* Cotyledons". *J. Plant Biol.* 39: 257-263.

Maeng; J.; Kim; Yi; M.W. and Hee; S. 1994. "Effect of Electric Current on Flowering in *Pharbitis* and Floral Stimulus Activity in the Phloem Exudate of Cotyledon". *J. Plant Biol.* 37: 159-166.

Marre; E.; Colombo; R.; Lado; P. and **Rasi-Caldogno; F.** 1974. "Correlation Between Proton Extrusion and Stimulation of cell Enlargement. Effect of Fusicoccin and of Cytokinins on Leaf Fragments and Isolated Cotyledons." *Plant Sci. Lett.* 2: 139-150.

Mattsson; J.; Sung; Z.R. and Berleth; T. 1999. "Responses of Plant Vascular Systems to Auxin transport Inhibition". *Development.* 126: 2979-2991.

Nagy, N.E.; Franceschi; V.R.; Krekling; T. and Christiansen; E. 2000. "Wound-Induced Traumatic Resin Duct Development in Stems of Norway Spruce (Pinaceae): Anatomy and Cytochemical Traits". *Amer. J. Bot.* 87: 302-313.

Neil Emery; R.J.; Ma; Q. and Atkins; C.A. 2000. "The Forms and Sources of Cytokinins in Developing White Lupine Seeds and Fruits". *Plant Physiol.* 123: 1593-1604.

Nelson; C.D. and Gorham; P.R. 1957. "Uptake and Translocation of C^{14} Labeled Sugars Applied to Primary Leaves of Soybean Seedlings. *Can. J. Bot.* 35: 339.

Noiraud; N. Delrot; S. and Lemoine; R. 2000. "The Sucrose Transporter of Celery. Identification and Expression During Salt Stress." *Plant Physiol.* 122: 1447-1456.

Norwood; M.; Truesdale; M.R.; Richter; A. and Scott; P. 2000. "Photosynthetic Carbohydrate Metabolism in the Resurrection Plant *Craterostigma Plantagineum*". *J. Exprt. Bot.* 51: 159-165.

Oparka; K.J. and Turgeon; R. 1999"Sieve Element and Companion Cell-traffic Control Centers of the Phloem.: *Plant Cell* 11: 739-750.

Osborne; D. J. 1959. "Identity of the Abscission-accelerating Substances in Senescent leaves". *Nature (London)*. 183:1593.

Parker; B.C. 1966. "Translocation in *Mycrocystis*. III. Composition of Sieve Tube Exudate and Identification of the Major C^{14}-Labeled Products". *J. Phycol.* 2: 38-41.

Pate; J.S. 1975. "Exchange of Solutes Between Phloem and Xylem and Circulation In The Whole Plant." pp. 451. In: Zimmermann, M.H.And Milburn, J.A. (Eds.), *Transport In Plants. I.Phloem Transport*. In A.Pirson and M.H. Zimmermann. *Encyclopedia of Plant Physiology New Series*,Vol. 1, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Pates; J.S; Layzell; D.B. and McNeil; D.L. 1979. "Modeling the Transport and Utilization of Carbon and Nitrogen in a nodulated Legume." *Plant Physiol.* 63: 730-737.

Patrick; J. and Offer; C. 1996. "Post-Sieve Element Transport of Photoassimilates in Sink Regions." *J. Exp. Bot.* 47: 1165-1177.

Preston; K.A. 1998. "The Effects of Developmental Stage and Source Leaf Position on Integration and Sectorial Patterns of Carbohydrate Movement in an Annual Plant,*Perilla Frutescens* (Lamiaceae)". *Am. J Bot.*85: 1695-1703.

Roeckle; B. 1949. "Nachweise Eines Konzentration Shubs Zwischen Palisadenzellen Und Siebrohren" (Proof for a concentration buildup Between Palisade Cell and Sieve Tubes). *Planta*, 36: 530-550.

Ruan; Y. and Pattrick; J. 1995. "The Cellular Pathway of Postphloem Sugar Transport in Developing Tomato Fruit." *Planta* 196: 434-444.

Ruiz-Medrano; R.; Xoconostle-Cazares, B. and Lucas, W.J. 1999. "Phloem Long-distance Transport of *CmNACP* mRNA: Implications for Supracellular Regulation in Plants". *Development*. 126: 4405-4419.

Samarakoon; A.B. and Rauser; W.E. 1979. "Carbohydrate Level and Photoassimilate Export from Leaves of *Phaseolus Vulgaris* Exposed to Excess Cobalt, Nickel and Zinc." *Plant Physiol.* 63: 1165-1169.

Seth; A.K. and Wareing; P.F. 1957. " Hormone-directed Transport of Metabolites and its Possible Role in Plant Senescence." *J. Exp. Bot.* 18: 65.

Shakya; R. and Sturm; A. 1998. "Characterization of Source- and Sink-specific Sucrose/H^+ Symporters from Carrot." 1998. *Plant Physiol.* 118: 1473-1480.

Shalitin; D. and Wolf; S. 2000. "Cucumber Mosaic Virus Infection Affects Sugar Transport in Melon plants." *Plant Physiol.* 123: 597-604.

Stiller; V. and Sperry; J.S. 1999. "Canny's Compensating Pressure Theory Fails a Test." *Amer. J. Bot.* 86: 1082-1086.

Strauss; E. 1999. "RNA Molecules May Carry Long-distance Signals in Plants". *Science*. 283(5398): 12-13.

Sunarpi; and Anderson J. W. 1998. "Direct Evidence for the Involvement of the Root in the Redistribution of Sulfur Between Leaves". *J. Plant Nutr.* 21(6),1273-1286.

Swanson; C.A. and B.hning; R.H.1951. "The Effect of Petiole Temperature on the Translocation of Carbohydrates from Bean Leaves". *Plant Physiol.* 26: 557.

Ting; I.P. 1982 *Plant Physiology*. London: Addison-Wesley Publishing Co., 1982.

van Bel; A.J.E. 1990. "Xylem-phloem Exchange Via the Rays: the Undervalued Route of Transport." *J. Exp. Bot.* Oxford 41: 631-644.

van Bel; A.J.E. 1993. "Strategies of Phloem Loading." *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 253-281.

Walker; A.J. and Ho, L.C. 1977. "Carbon Translocation in the Tomato: Effect of Fruit Temperature on Carbon Metabolism and the Rate of Translocation." *Ann. Bot.* 41:825-832.

Wang; N., Zhang; H and Nobel; P. 1997. "Phloem-xylem Water Flow in Developing Cladodes of *Opuntia Ficus-indica* During Sink-to-source Transition." *J. Exp. Bot.* 48: 675-682.

Wardlaw; I.F. 1969. "The Effect of Water Stress on Translocation in Relation to Photosynthesis and Growth. II. Effect During Leaf Development in Wheat." *Aust. J. Biol. Sci.* 20: 25-39.

Weise; A.; Baker; L.; Kuhn; C. Lalonde; S. Buschmann; H.; Formmer; W.B. and Ward;J.M. 2000. "A new Subfamily of Sucrose Transporters, SUT4, With Low Affinity/gigh Capacity Localized in Enucleate Sieve Elements of Plants". *Plant Cell.* 12: 1345-1356.

Wimmers; L.E. and Turgeon; R. 1991. "Transfer Cells and Solute Uptake in Minor Veins of *Pisum Sativum. Planta* 186: 2-12.

Wolf; O.; Jeschke; W.D. and Hartung; W. 1990. "Long Distance Transport of Abscisic Acid in NaCl-treated plants of *Lupinus albus.*" *J. Exp. Bot.* Oxford 41: 593-600.

Wolf; O.; Munns; R.; Tonnet; M.L. and Jeschke; W.D. 1991. "The role of the Stem in Partitioning of Na^+ and K^+ in Salt-treated Barley." *J. Exp. Bot.* Oxford 42: 697-704.

Zimmermann; M.H. and Ziegler H. 1975. Appendix III: List of Sugars and Sugar Alcohols in Sieve-Tube Exudates. pp. 480-504 In : Zimmermann, M.H. and Milburn, J. A. (Eds.). Transport In Plants. I. Phloem Transport. In: Pirson, A. and Zimmermann, M.H. (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 1. Springer-Verlag Berlin.

Xin; S.D.; Carter; S.A.; Deom; C.M. and Nelson; R.S. 1998. "Tobamovirus and Potyvirus Accumulation in Minor Veins of Inoculated Leaves from Representatives of the Solanaceae and Fabaceae." *Plant Physiol.* 116: 125-136.

الملحق

مختصر كيمياء السكريات

عند دراسة موضوع النقل في النبات ، يلاحظ القارئ ذكر أسماء للسكريات أو مشتقاتها ، وللإيضاح يجد القارىء في هذا الملحق مختصرا لكيمياء السكريات ذات العلاقة بالنقل للمساعدة في فهم عمليات النقل فهما صحيحا.

إن المصدر الأساسي للسكر في جميع الخلايا النباتية هو البناء الضوئي حيث يتم تحويل الطاقة الشمسية إلى طاقة روابط كيميائية يحتاج إليها لتكوين جزيء السكر. عند تكسير جزيء السكر في عملية التنفس ، يتم تحرير الطاقة من الروابط الكيميائية. تعد السكريات أكثر الجزيئات العضوية وفرة في الطبيعة ، وهي جزيئات تخزين الطاقة الأولية في معظم الكائنات الحية. تتكون السكريات من جزيئات صغيرة تعرف بالسكاكر ، وتصنف السكريات طبقا لعدد جزيئات السكر التي تحويها إلى ثلاثة أنواع أساسية : السكريات الأحادية والسكريات الثنائية وعديدات السكريات.

١ –السكريات الأحادية Monosacchrides

السكريات الأحادية (سكاكر مفردة) من أبسط السكريات وهي تتكون من سلسلة من ذرات الكربون التي ترتبط بها ذرات الهيدروجين والأكسجين بنسبة ذرة كربون لذرتي هيدروجين لذرة أكسجين. يمكن وصف السكريات الأحادية بالصيغة $CH_n O$

حيث n =٣ أو أعداد أكبر. نشأ من هذه النسبة المصطلح Carbohydrate ("مائيات الكربون") للسكاكر والجزيئات الأكبر المتكونة من وحيدات السكر الأحادي. يتضح من الشكل رقم (م-١) أمثلة لعدد من السكريات الشائعة ، وكما يشير الشكل فإن أعداد ذرات الكربون تحدد اسم مجموعة السكريات ، ومنه تصنف السكريات إلى مجموعات :

	triose	tetrose	pentose	hexose	heptose
1.	H−C=O	H−C=O	H−C=O	H−C=O	H_2C−OH
2.	H−C−OH	H−C−OH	H−C−H	H−C−OH	C=O
3.	H−C−OH	H−C−OH	H−C−OH	HO−C−H	HO−C−H
4.	H	H_2C−OH	H−C−OH	H−C−OH	H−C−OH
5.			H_2C−OH	H−C−OH	H−C−OH
6.				H_2C−OH	H−C−OH
7.					H_2C−OH
	glyceroldehyde	D-erythrose	2-deoxy-D-ribose	D-glucose	D-sedoheptulose

الشكل رقم (م-١). أمثلة للسكريات الأحادية المكونة من ثلاث ذرات إلى سبع ذرات كربون ونمط الترقيم.

أ-السكريات ثلاثية الكربون Trioses

جميع السكريات التي تحوي ثلاث ذرات من الكربون هي من السكريات المهمة في عمليات الأيض وهي مركب وسطي في تفاعلات البناء الضوئي والتنفس الخلوي ، مثل : ثلاثي فوسفات الجلسيرول 3-Phosphoglycerate ، والبيروفات Pyruvate.

ب-السكريات رباعية الكربون Tetroses

لا توجد أنواع كثيرة من هذه المجموعة ولكنها توجد في بعض عمليات الأيض ، مثل : فوسفات الإيريثروز 4-Phosphoerythrose في مسار تحويلة البنتوز Pentose Shunt.

جـ-السكريات خماسية الكربون Pentoses

هناك سكران مهمان من هذه المجموعة وهما الرايبوز Ribose والرايبوز ناقص ذرة أكسجين Deoxyribose يدخلان في تركيب الأحماض النووية Nucleic acids. توجد أنواع من السكريات الخماسية تدخل في تركيب بعض الأصماغ Gums وأشباه السليلوز Hemicellulose في الجدر الخلوية.

د-السكريات السداسية Hesoses

تعد هذه المجموعة من السكريات الأحادية مهمة جدا في مسارات التنفس الخلوي والبناء الضوئي وتشكل الوحيدات الأساسية لكثير من عديدات السكريات، ومن أمثلتها : الجلوكوز Glucose ، والفركتوز Fructose. يوضح الشكل رقم (م-٢) تركيب بعض السكريات السداسية ، والجدير بالذكر أنه يمكن أن توجد بشكل حلقة في الحقيقة ، توجد ، عادة ، بهذا الشكل عند ذوبانها في الماء.

D-glucose	D-fructose	D-mannose	D-galactose	L-sorbose
H−C=O	CH_2OH	H−C=O	H−C=O	CH_2OH
H−C−OH	C=O	HO−C−H	H−C−OH	C=O
HO−C−H	HO−C−H	HO−C−H	HO−C−H	HO−C−H
H−C−OH	H−C−OH	H−C−OH	HO−C−H	H−C−OH
H−C−OH	H−C−OH	H−C−OH	H−C−OH	HO−C−H
CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH

الشكل رقم (م-٢) . تركيب بعض السكريات سداسية الكربون المهمة.

هـ-السكريات سباعية الكربون Heptoses

يوجد سكر واحد هو Pseudoheptulose ويمثل مركبا وسطيا في البناء الضوئي (دورة كالفن).

هناك عدد من الخصائص والصفات والأسماء للسكريات منها :

١-تكون السكريات أشكالا متشابهة من عدد الذرات الكربونية نفسها يطلق عليها "الأشكال الشبيهة الفراغية" stereoisomers. ولتوضيح ذلك ؛ فإنه إذا كان هناك أربع ذرات أو مجموعة (مجموعات) (ذرة هيدروجين H أو مجموعة هيدروكسيل ‎-OH أو ذرة كربون، على سبيل المثال) يمكن أن ترتبط بذرة واحدة من الكربون C ؛ فإنها يمكن أن ترتبط هذه الذرات أو المجموعات مع ذرة الكربون وتكون تركيبا رباعي الأسطح tetrahedral structure فهناك طريقتان للارتباط تظهر التركيب الرباعي مثل الأصل والصورة في المرآة ؛ ولذا فإن هذين التركيبين يعطيان استقطابا ضوئيا في اتجاهين متضادين. مثال ذلك أنه في جزيء الجلوكوز (الشكل رقم م-٣)

	D(+)-glucose	L(−)-glucose
①	H–C=O	H–C=O
②	H—C—OH	HO—C—H
③	HO—C—H	H—C—OH
④	H—C—OH	HO—C—H
⑤	H—C—OH	HO—C—H
⑥	CH_2OH	CH_2OH

الشكل رقم (م-٣). تركيب جزيء الجلوكوز والمجموعة الهيدروكسيلية على ذرة الكربون رقم ٥.

نجد أن ذرة الكربون رقم واحد (١) متصل بها ذرة هيدروجين وذرة أكسجين (رابطة ثنائية) وذرة كربون لبقية الجزيء. كذلك ذرة الكربون رقم ستة (٦) مرتبط بها ذرتا هيدروجين ومجموعة هيدروكسيل وبقية الجزيء. أما ذرات الكربون الأخرى في جزيء الجلوكوز ترتبط بذرات الهيدروجين والهيدروكسيل والكربون. إذا كانت مجموعة الهيدروكسيل المرتبطة بذرة الكربون التي قبل الأخيرة للأسفل }الخامسة (٥) في حالة السكر السداسي{ تقع على اليمين في الرسم فيكتب جزيء الجلوكوز مسبوقا

بحرف -D أي D-Glucose ، وإذا كانت تقع على اليسار فيكتب الجزيء مسبوقا بحرف -L أي L-Glucose وهذا فيه إشارة إلى أن الجزيء مستقطب ضوئيا وأن ذرات الكربون داخل الجزيء تأخذ أشكالا ذات أبعاد ثلاثية.

٢-تتميز بعض السكريات الأحادية بوجود مجموعة ألدهيدية Aldehyde ؛ ولهذا يطلق على هذه السكريات ألدوز Aldose ، وسكريات أخرى تتميز بوجود مجموعة كيتونية Ketone ؛ ولذا تسمى كيتوز Ketose (انظر الشكل رقم م-٢). تتميز هاتان المجموعتان بأنها شديدتا التفاعل في الوسط القلوي مع أي من الأيونات المؤكسدة oxidizing ions حيث تتحول المجموعة إلى مجموعة كربوكسيلية Carboxyl الحمضية. في هذه الحالة تتحول الأيونات المؤكسدة إلى الصورة المختزلة reduced ions. يعد مثل هذا التفاعل الأساسي قياسيا للكشف عن السكريات المختزلة reducing sugars. من الناحية المعملية يضاف محلول سموقي-نلسون Smoogy-Nelson Reagent إلى محلول السكر حيث يتأكسد السكر (المجموعة الألدهيدية أو الكيتونية) ليكون مزيج من الأحماض السكرية sugar acids (تكوين المجموعة الكربوكسيلية) وتتحول أيونات النحاسيك Cupric ions إلى أيونات النحاسوز Cuprous ions وهذه بدورها تتحول إلى هيدروكيد النحاسوز Cuprous hydroxide الذي يكون راسبا طوبي اللون. من هنا ، يمكن تقدير السكريات المختزلة تقديرا كميا بجهاز المطياف الضوئي Spectrophotometer. تجدر الإشارة إلى أن بعض الأحماض السكرية [الشكل رقم (أ-٤)] والتي تتكون من أكسدة المجموعة الألدهيدية أو المجموعة الكيتونية تحدث في النباتات طبيعيا (حمض الجالاكتيورونيك Galacturonic acid في البكتين pectin والذي يوجد في الصفيحة الوسطى middle lamella بين جداري الخليتين المتجاورتين ، على سبيل المثال).

٣- من الممكن أكسدة مجموعتي الألدهيد والكيتون في السكريات الأحادية (كما ورد أعلاه) ويمكن، أيضا، اختزال تلك المجموعتين لتتحول إلى مجموعة هيدروكسيلية OH- وبذلك تكون جميع ذرات الكربون بها مجموعة هيدروكسيلية -OH ولذا تسمى السكريات في هذه الحالة بالسكريات الكحولية sugar alcohol (الشكل رقم م-٤) وهذه من السكريات المنقولة في اللحاء

D-mannitol D-sorbitol D-galactitol (dulcitol)

myo-inositol D-galacturonic acid

الشكل رقم (م-٤). تركيب بعض السكريات سداسية الكربون في شكل السلسلة.

في بعض أنواع معينة من النباتات. وعلى سبيل المثال، يمكن اختزال الجلوكوز والفركتوز -سكر الفاكهة- والسربوز sorbose إلى السكر الكحولي السوربيتول sorbitol، ويلاحظ أنه في حالة الفركتوز بعد اختزاله إذا كانت المجموعة الهيدروكسيلية المتكونة على الجانب الأيمن؛ فإن السكر يسمى سوربيتول sorbitol وإذا كانت على الجانب الأيسر يكون السكر مانيتول manitol، ولذا من الصعب التفريق بين السكرين الكحوليين حتى عند استخدام جهاز الفصل اللوني السائل-

الغـازي Gas Liquid Chromatography ، ولكـن يمكـن التميـيز بينـهما بسـهولة باستخدام الفصل اللوني الورقي Paper Chromatography.

٤-إذا ارتبط السكر بمجموعة وظيفية (فعالة) يتكون ما يعرف بالجليكوسيدات glycoside. ومن الأمثلة على ذلك ارتباط المجموعة الميثيلية methyl بسكر الجالاكتوز galactose في بقايا البكتين residues in pectin في النبات.

٥-تكون السكريات في المحاليل حلقات وليس سلاسل مستقيمة Straight chains ، وكما يظهر من الشكل رقم (م-٥) فإن مجموعة O= التي على الكربون رقم واحد (١)

alpha-Glucose (ring form)

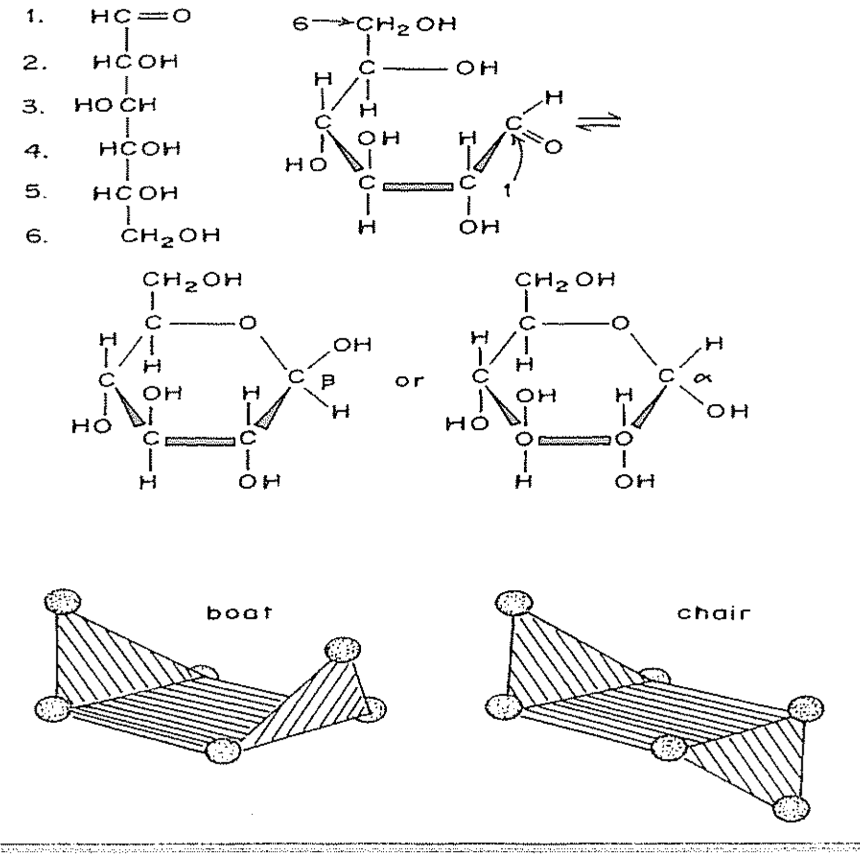
Glucose (chain form)

beta-Glucose (ring form)

الشكل رقم (م-٥). تركيب الجلوكوز في شكل السلسلة وتركيبه الحلقي في المحلول حيث يوجد في تركيبين مختلفين ألفا وبيتا، وكما يتضح فالفرق هو في وضع المجموعة الهيدروكسيلية.

تصبح مجموعة هيدروكسيل OH- بعد تكوين الشكل الحلقي ring form تكـون مجموعة الهيدروكسيل إما إلى الأعلى في الحلقة وفي هذه الحالة يكون السكر الحلقي في وضع ألفا α وإما إلى الأسفل في الحلقة ويكون السكر الحلقي في وضع بيتا β. فعلى سبيل المثال، هناك سكر ألفا-جلوكوز α-Glucose وبيتا-جلوكوز -β

حسب موقع مجموعة الهيدروكسيل. Glucose يجب التنويه إلى أن وضع السكر الحلقي ليس مسطحا كما يبدو في الشكل بل يكون وضعه فراغيا يشبه إلى حد كبير شكل القارب أو شكل الكرسي (الشكل رقم م-٦). ينتج عن تكوين الشكل الحلقي في الجلوكوز حلقة مكونة من ستة أركان (ذرات الكربون) وفي هذه الحالة يطلق على الحلقة البيرانوز pyranose، ولكن في الشكل الحلقي للفركتوز تكون الحلقة مكونة من خمسة أركان (ذرات الكربون) ولذا يطلق عليها الفيورانوز furanose.



الشكل رقم (م-٦). التركيب الحلقي لسكر د-جلوكوز حيث تكون مجموعة الهيدروكسيل للأعلى أو الأسفل وتصور وضع السكر الذي يشبه الكرسي أو القارب.

٢–السكريات الثنائية Disaccharides

عندما يتحد سكران أحاديان (وحدتان) مع بعضهما يتكون السكر الثنائي Disaccharide. عندما تتحد وحدتان من الجلوكوز يتكون السكر الثنائي المالتوز maltose أو السيلوبيوز cellobiose ويتوقف ذلك على الوحدة الداخلة لتكوين الرابطة هل هي في الوضع ألفا -α أو الوضع بيتا -β. وبالمثل، إذا اتحد الجلوكوز مع الفركتوز يتكون السكروز الشائع في المملكة النباتية (الشكل رقم م–٧). يتكون السكروز عندما ترتبط المجموعة الألدهيدية في الجلوكوز مت المجموعة الكيتونية في الفركتوز، وبالتالي لا يبقى في الجزيء المتكون (السكروز) مجموعة مختزلة ولهذا يكون السكروز من السكريات غير المختزلة non-reducing sugar. من ناحية أخرى، إذا بقيت على السكر الثنائي مجموعة مختزلة (ألدهيدية أو كيتونية) غير مرتبطة فيعد السكر الثنائي سكرا مختزلا كما هو الحال في سكري المالتوز maltose و السيلوبيوز cellobiose.

الشكل رقم (م–٧). رسم يوضح تكوين السكروز وهو من السكريات الثنائية.

على العموم، تتكون السكريات الثنائية من سكرين أحاديين مرتبطين بعضهما ببعض، والاتحاد يتم بنزع جزيء من الماء من جزيء زوج السكرين الأحاديين، وهي عملية تعرف بالتكثيف condensation. من الممكن فصل هذه الجزيئات المرتبطة عن طريق التميؤ hydrolysis– إضافة جزيء من الماء لكل ارتباط– لتكوين وحدات السكريات الأحادية مرة أخرى.التميؤ تفاعل مطلق للطاقة "مع اتجاه الطاقة" ؛ أي طاقة

الربط الكيميائية للنواتج أقل من تلك التي للجزيء الأصلي. من هنا ، فأنه في مثل هذا التفاعل تتحرر الطاقة.وبالعكس ، فإن ربط جزيئين من السكريات الأحادية مع بعضهما لتكوين السكريات الثنائية يتطلب إضافة طاقة.

يعد السكر الأحادي الجلوكوز هو الشكل الذي تنقل به السكريات في أكثر الأحيان عبر الأنظمة الحيوانية ، أما السكروز ، وهو السكر الثنائي المتكون من سكري الجلوكوز والفركتوز ، فهو الشكل الذي تنقل به السكريات ، غالبا ، في النباتات. والسكروز هو سكر المائدة الشائع (سكر قصب السكر أو البنجر).

عند ارتباط ثلاث وحدات من السكر الأحادي monosaccharide يتكون سكر ثلاثي trisaccharide وإذا ارتبطت أربع وحدات من السكر الأحادي يتكون سكر رباعي tetrasaccharide. يطلق على السكريات الثنائية والثلاثية والرباعية مصطلح "أوليقوسكرايد oligosaccharide". توجد أنواع كثيرة من عديدات السكريات والتي تتكون من السكر الأحادي الجالاكتوز والسكر الثنائي السكروز وتنقل في لحاء أنواع مختلفة من النباتات وهي في مجموعها يطلق عليها الاسم العام رافينوز raffinose (الشكل رقم م-٨). علاوة على ذلك ، توجد مجموعة أخرى من السكريات الناتجة من تفكك النشا يطلق عليها في مجموعها الدكسترينات dextrins. يتكون النشا من وحدات السكر الأحادي الجلوكوز وبالتالي فالدكسترينات الناتجة من تكسير النشا تتكون من وحدتين إلى عشرات الوحدات من الجلوكوز. إن جزيئات الجلوكوز في نهاية السلسة بها مجموعة ألدهيدية ذات قوة اختزالية ومنه فالدكسترينات تعد سكريات مختزلة.

٣-عديدات السكريات polysaccharides

عديدات السكريات جزيئات كبيرة ، ويطلق عليها ، إجمالا ، بوليمرات polymers حيث تتكون من السكريات الأحادية والتي في هذه الحالة يطلق عليها مونومرات monimers مرتبطة مع بعضها في سلاسل طويلة. عندما تتحد وحدات

السكريات مع بعضها فإنها تكون أنماطا مختلفة من عديدت السكريات ذات التنظيم والعدد الكبير من الوحدات المتكررة مثل النشا starch والسليلوز cellulose والكالوز callose وأشباه السليلوز hemicellulose والبكتين pectin وغيرها.

raffinose

HO O — CH_2 — CH_2OH — OH — HO — CH_2OH — O — HO — OH — OH — CH_2OH

galactopyranose glucopyranose fructofuranose

stachyose

galactopyranose galactopyranose glucopyranose fructofuranose

verbascose

galactopyranose galactopyranose galactopyranose glucopyranose fructofuranose

الشكل رقم (م-٨). التركيب الكيميائي لسكريات الرافينوز وهي مجموعة الرافينوز raffinose ومجموعة الستاكيوز stachyose ومجموعة الفرباسكوز verbascose.

بعض عديدات السكريات ماهي إلا أشكال تخزينية للسكر. فالنشا الذي يبنى من جزيئات عديدة من الجلوكوز (ألفا-جلوكوز α-Glucose) ويكون سلسلة قد تتفرع وتكون ملتفة هو عديد السكريات الرئيسي للتخزين في النباتات (الشكل رقم م-٩)، بينما الجلايكوجين glycogen هو شكل السكر للتخزين، بوجه عام، في الفطريات والبكتيريا والحيوانات. في بعض النباتات- من أكثرها شهرة النجيليات التي نشأت في

المناطق المعتدلة وبعض النباتات ذوات الفلقتين- يكون عديد السكريات الرئيسي للتخزين في الأوراق والسيقان هو السكروز وعديدات سكريات (بوليمرات) من الفركتوز تدعى الفركتانز fructans. من الضروري أن يتم تميؤ عديدات السكريات قبل أن يكون ممكنا استخدامها مصادر للطاقة أو نقلها عبر الأنظمة الحية.

تعد عديدات السكريات، أيضا، مركبات تركيبية مهمة. ففي النباتات، نجد أن عديد السكريات التركيبي الرئيسي هو السليلوز (الشكل رقم م-٩). وفوق ذلك، فالسليلوز هو أكثر عديدات السكريات شيوعا في الطبيعة ويتكون من جزيئات من بيتا-جلوكوز β-Glucose وقد يبلغ طول الجزيء الواحد من سلسلة السليلوز الطويلة والمستقيمة ما بين ٣٠٠٠ إلى ١٠٠٠٠ جزيء من بيتا-جلوكوز β-Glucose. مع أن السليلوز والنشا يتكونان من المواد البنائية نفسها والاختلاف هو في شكل الجلوكوز- أي الرابطة بين جزيئات الجلوكوز- الداخل في تركيب السلسلة، وهذا الترتيب في سلسلة السليلوز يجعله أكثر صلابة. من هنا، نجد أن دوره الأحيائي يختلف كثيرا عن دور النشا في كونه المكون الرئيسي لجدار الخلية، على سبيل المثال. أيضا، لاختلاف الروابط التي تربط وحدات الجلوكوز في السليلوز عنها في النشا، فإنه ليس من السهولة تميؤ السليلوز بوساطة الإنزيمات التي تكسر عديدات السكريات الأخرى.

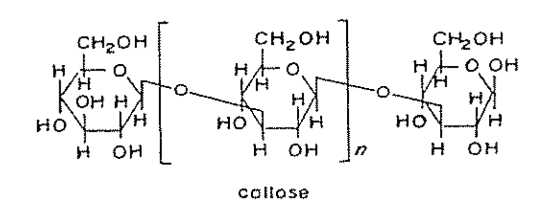
عندما يتم إدخال جزيئات الجلوكوز في جدار الخلية النباتية بشكل سليلوز، فإنها تصبح غير متيسرة للنبات كمصدر للطاقة.وفي الحقيقة، إن بعض البكتيريا والفطريات والحيوانات الأولية وعددا قليلا جدا من الحيوانات (السمكة الذهبية، على سبيل المثال) هي الوحيدة التي لديها نظم إنزيمية قادرة على تكسير السليلوز، أما الكائنات الأخرى مثل الماشية (والحيوانات المجترة الأخرى) والنمل الأبيض والصراصير فهي قادرة على استغلال السليلوز مصدرا للطاقة، فقط، لوجود الكائنات الحية الدقيقة(والتي بها الأنظمة الإنزيمية الضرورية) في قنواتها الهضمية.

من عديدات السكريات المهمة في النباتات الكالوز callose الذي يتكون من بقايا بيتا-د-جلوكوبايرانوز β-D-glucopyranose بواسطة الرابطة β,1-3 glucosidic linkage وهو من المركبات المسماة جلوكان glucan والتي تتكون من بقايا الجلوكوز (الشكل رقم أ-١٠) وتكون سلاسل طويلة ملتفة بإحكام. يعد الكالوز callose من المكونات المهمة في الصفائح الغربالية sieve plate ويتكون سريعا في النباتات التي تتعرض للضغوط الميكانيكية (الهز shaking، على سبيل المثال) ويبدو أن له دور في معالجة وتعويض الأنسجة التالفة. إن التركيب الكيميائي للكالوز مشابه جدا لجلوكان التخزين في العديد من الطحالب.

starch

cellulose

الشكل رقم (م-٩). تركيب وحدات النشا والسليلوز من الجلوكوز. لاحظ أن الرابطة لوحدات الجلوكوز في النشا من نوع ألفا α بينما هي لوحدات الجلوكوز في السليلوز من نوع بيتا β. الحرف n يمثل عدد الوحدات من السكر الثنائي.



الشكل رقم (م-١٠). التركيب الكيميائي للكالوز callose حيث n تمثل عدد الوحدات.

بالإضافة إلي السليلوز، تحوي جدر الخلية النباتية، عادة، نوعين آخرين من عديدات السكريات، البكتينات Pectins (عديدات السكريات البكتينية) و أشباه السليلوز hemicellulose.

من عديدات السكريات المهمة الأخرى الكايتين chitin وهو المكون التركيبي الرئيسي لجدر الخلايا الفطرية وهو، أيضا، يكون الغطاء الخارجي الصلب نسبيا- أو الهيكل الخارجي- للحشرات والقشريات. والوحدة التركيبية (المونومر) للكايتين هو سكر سداسي مضافا إليه مجموعة تحوي النيتروجين.

ثبت المصطلحات

أولا: عربي-إنجليزي



الأجسام البروتينية .... P-protein bodies

الأجسام المخاطية .... Slime bodies

الأحماض السكرية .... Sugar acids

الأحماض النووية .... Nucleic acids

أزموميتر .... Osmometer

الأسموزية .... Osmosis

الأسموزية الكهربائية .... Electro-osmosis

أشباه السليلوز .... Hemicellulose

أشباه الفيروسات .... Yiroids

أشباه الميوسين .... Myosin-like

أشعة الخشب .... Xylem rays

الأشكال الشبيهة الفراغية .... Stereoisomers

الأصماغ .... Gums

إعادة تدوير .... Recycling

التنسيل .... Cloning

التوازن الحراري للساق .... Stem-flow method

ث

ثقل نوعي .... Specific gravity

ثلاثي فوسفات الجلسيرول 3-Phosphoglycerate

ج

الجالاكتوز .... Galactose

جدائل (صفوف) .... Strands

الجزء الحي .... Symplast space

الجزء الميت .... Apoplast space

الجلايكوجين .... Glycogen

جلوكان .... Glucan

الجلوكوز .... Glucose

الجليكوسيد .... Glycoside

جهاز الفصل اللوني السائل-الغازي .... Gas Liquid Chromatography

جهاز المطياف الضوئي .... Spectrophotometer

الجهد الأسموزي .... Osmotic potential

ح

الحركة الجانبية .... lAteral movement

الحزمة الوعائية .... Vascular bundle.

حمض الجالاكتيورونيك .... Galacturonic acid

الحيز الحر الظاهري .... Apparent Free Space

خ

خشب التفاعل........................ Reaction wood

الخلايا الألبيومينية .... Albuminous cells

خلايا اللحاء الابتدائي البرنشيمية........................ Primary phloem parenchyma

الخلايا المرافقة........................ Companion cells

الخلية الغربالية .... Sieve cell

خلية نقل .... Transfer cell

خيوط .... Strands

د

الدكستران .... Dextran

الدكسترينات .... Dextrins

الدوران السيتوبلازمي .... Cytoplasmic streaming

ر

الرابطة الجلوكوسيدية........................ β,1-3 glucosidic linkage

رافينوز........................ Raffinose

الرايبوز .... Ribose

الرايبوز ناقص ذرة أكسجين .... Deoxyribose

رباعي الأسطح .... Tetrahedral structure

س

السربوز........................ Sorbose

السكاكر (مائيات الكربون .... Carbohydrate

السكريات الأحادية .... Monosacchrides

السكريات الثنائية .... Disaccharides

السكريات السداسية .... Hesoses

السكريات الكحولية .... Sugar alcohol

السكريات المختزلة .... Reducing sugars

السكريات ثلاثية الكربون .... Trioses

السكريات خماسية الكربون .... Pentoses

السكريات رباعية الكربون .... Tetroses

السكريات سباعية الكربون .... Heptoses

السكريات غير المختزلة .... Non-reducing sugar

سلاسل مستقيمة .... Straight chains

السليلوز .... Cellulose

السوربيتول .... Sorbitol

السويداء .... Endosperm

السيلوبيوز .... Cellobiose

ش

الشبكة الأندوبلازمية .... Endoplasmic reticulum

الشرائح المقلوبة .... Reverse flap؟

الشكل الحلقي .... Ring form

شريط كاسبار .... Casparian strip

ص

الصفائح الغربالية .... Sieve plates

الصفيحة الوسطى .... Middle lamella

ض

الضغط الجذري .... Root pressure

ط

الطوق السيتوبلازمي .... Cytoplasmic annulus

ع

عديدات السكريات........................ Polysaccharides

العروق الفرعية .... Minor vein

علامات .... Markers

العناصر الغربالية........................ Sieve elements

العناصر القصيبية .... Tracheary elements

العناصر الكبرى........................ Macronutrients

غ

الغشاء الخلوي........................ Plasmalemma

غشاء شبه منفذ .... Semi-permeable membrane

غير متحرك .... Immobile

ف

فرضية تدفق الضغط........................ Pressure flow hypthesis

الفركتانز .... Fructans

الفركتوز .... Fructose

الفصل اللوني الورقي .... Paper Chromatography

فوسفات الإيريثروز 4-Phosphoerythrose

فيروس تبرقش التبغ الفسيفسائي .... TMV

فيروس تبرقش الخيار الفسيفسائي .... CMV

فيروس خيطي .... Filamentous virion

فيروسات البطاطس .... PVX

الفيورانوز .... Furanose

ق

قصيبات .... Tracheids

قصير نصف العمر .... Short half-life

قطبية .... Polarity

القطر الحدي .... Critical diameter

القنوات .... Channels

قنوات جرحية .... Traumatic ducts

قنية الوصلة .... Desmotubule

ك

الكالوز .... Callose

الكُمْ السيتوبلازمي .... Cytoplasmic sleeve

كيتوز .... Ketose

ل

لحاء ابتدائي أولي .... Protophloem

لحاء ابتدائي تالي .... Metaphloem

اللصف .... Fluorochromes

م

المالتوز .... Maltose

مانيتول .... Manitol

متعددة الصبغيات .... Polyploidy

مجموعة ألدهيدية .... Aldehyde

المجموعة الميثيلية .... Methyl

مجموعة كربوكسيلية .... Carboxyl

مجموعة كيتونية .... Ketone

مزدوج حراري .... Thermocouple

المسار الحي .... Symplastic

المسار الميت .... Apoplastic

المصدر .... Source

مضادات الأجسام أحادية التنسيل .... Monoclonal antibodies

مضخات الأيونات .... Ion pumps

المضخات .... Pumps

معدل نقل الكتلة .... Mass transfer rate

معقد الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي .... (اختصار) SE-CC Complex

معقد الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي .... Sieve element-companion cell complex

ملء العنصر الغربالي .... Sieve element loading
ملء اللحاء .... Phloem loading
المنشئ الوعائي .... Vascular cambium
منشط .... Promoter
المواد الحيوية الغريبة (غير المألوفة) .... Xenobiotics
المواد المصنعة .... Assimilates
المواد الممثلة .... Assimilates
المورد .... Sink
موقع تركيب التغذية للطفيلي .... Syncytium
مونومرات .... Monimers

ن

النتح .... Transpiration
النسيج الإنشائي للتغلظ الابتدائي .... Primary thickening meristem
النشا .... Starch
النظائر المشعة .... Radioactive Tracers
نظرية التماسك .... Cohesion theory
نظرية الضغط التعويضي .... Compensating pressure theory
نظرية الناقل .... Carrier theory
النفاذية الوسطية .... Intermediate permeability
نقل البروتون-سكروز المرافق .... Sucrose-proton cotransport
النقل الجانبي .... Lateral transport
النقل المتزامن .... Symport

النقل المضاد .... Antiport

النقل الموجه .... Hormone-directed transport

النقل النشيط .... Active transport

النقل النشيط الابتدائي .... Primary Active transport

النقل بعيد المدى .... Long distance transport

النقل غير النشيط .... Passive transport

النقل قصير المدى .... Short distance transport

نقل مشارك .... Co-transport systems

نقل معاكس .... Antiport

نمط ملء العنصر .... Symplastic

نمط ملء اللحاء .... Apoplastic

نواتج البناء الضوئي .... Assimilates

النواقل .... Carriers

هـ

الهز .... Shaking

هيدروكسيد النحاسوز .... Cuprous hydroxide

و

الوصلات .... Connexons

الوصلات البلازمية .... Plasmodesmata

ثانيا: إنجليزي–عربي



Acropetal .... اتجاه القمة

Actin .... الأكتين

Active transport .... النقل النشيط

Active uptake .... الامتصاص النشيط

Albuminous cells .... الخلايا الألبيومينية

Aldehyde .... مجموعة ألدهيدية

Aldose .... ألدوز

Antiport .... نقل معاكس

Apoplast space .... الجزء الميت

Apoplastic .... المسار الميت

Apparent Free Space .... الحيز الحر الظاهري

Assimilates .... نواتج البناء الضوئي

Assimilates .... المواد المصنعة (الممثلة)

Autoradiography .... التصوير الإشعاعي الذاتي

Axial parenchyma .... البرنشيمة المحورية

B

Basipetal .... اتجاه القاعدة

C

Carrier theory .... نظرية الناقل

نواقل .... Carriers
شريط كاسبار .... Casparian Strip
الكالوز .... Callose
السكاكر (مائيات الكربون) .... Carbohydrate
مجموعة كربوكسيلية .... Carboxyl
السيلوبيوز .... Cellobiose
السليلوز .... Cellulose
القنوات .... Channels
التنسيل .... Cloning
فيروس تبرقش الخيار الفسيفسائي .... CMV
نظرية التماسك .... Cohesion theory
الخلايا المرافقة .... Companion cells
نظرية الضغط التعويضي .... Compensating pressure theory
التكثيف .... Condensation
الوصلات .... Connexons
نقل مشارك .... Co-transport systems
القطر الحدي .... Critical diameter
هيدروكسيد النحاسوز .... Cuprous hydroxide
تدوير .... Cycling
الطوق السيتوبلازمي .... Cytoplasmic annulus
الكُمّ السيتوبلازمي .... Cytoplasmic sleeve
الدوران السيتوبلازمي .... Cytoplasmic streaming



Desmotubule .... قنية الوصلة

Dextran .... الدكستران

Diffusion .... الانتشار

Deoxyribose .... الرايبوز ناقص ذرة أكسجين

Dextrins .... الدكسترينات

Disaccharides .... السكريات الثنائية

E

Electro-osmosis .... الأسموزية الكهربائية

Embolism .... انسداد الوعاء

Endodermis .... البشرة الداخلية

Endoplasmic reticulum .... الشبكة الأندوبلازمية

Endosperm .... السويداء

F

Facilitated diffusion .... الانتشار المنشط

Filamentous virion .... فيروس خيطي

Fluorochromes .... اللصف

Fructans .... الفركتانز

Fructose .... الفركتوز

Furanose .... الفيورانوز

G

β,1-3 glucosidic linkage .... الرابطة الجلوكوسيدية

β-D-glucopyranose .... بيتا-د-جلوكوبايرانوز

الجالاكتوز .... Galactose

حمض الجالاكتيورونيك .... Galacturonic acid

جهاز الفصل اللوني السائل -الغازي .... Gas Liquid Chromatography

التحليق .... Girdling

جلوكان .... Glucan

الجلوكوز .... Glucose

الجلايكوجين .... Glycogen

الجليكوسيد .... Glycoside

بروتين اللصف الأخضر .... Green fluorescent protein

الأصماغ .... Gums

H

أشباه السليلوز .... Hemicellulose

السكريات سباعية الكربون .... Heptoses

السكريات السداسية .... Hesoses

نقل موجه بالهرمون .... Hormone-directed transport

التميؤ .... Hydrolysis

I

غير متحرك .... Immobile

تقنية الليزر للحشرة .... Insect laser technique

النفاذية الوسطية .... Intermediate permeability

مضخات أيونية .... Ion pumps

K

مجموعة كيتونية .... Ketone

كيتوز .... Ketose

L

الحركة الجانبية .... Lateral movement

النقل الجانبي .... Lateral transport

نقل بعيد المدى .... Long distance transport

التجويف .... Lumen

الترمس .... Lupin

M

العناصر الكبرى .... Macronutrients

المالتوز .... Maltose

مانيتول .... Manitol

علامات .... Markers

الانسياب الكتلي .... Mass flow

تدفق الكتلة .... Mass Flow

معدل نقل الكتلة .... Mass transfer rate

الأيض .... Metabolism

لحاء ابتدائي تالي .... Metaphloem

المجموعة الميثيلية .... Methyl

الصفيحة الوسطى .... Middle lamella

العروق الفرعية .... Minor vein

مونومرات .... Monimers

مضادات الأجسام أحادية التنسيل .... Monoclonal antibodies

السكريات الأحادية........ Monosaccharides

أشباه الميوسين .... Myosin-like

N

سكريات غير المختزلة........ Non-reducing sugar

الأحماض النووية........ Nucleic acids

O

أوليقوسكرايد .... Oligosaccharide

أزمومِيتر........ Osmometer

الأسموزية........ Osmosis

الجهد الأسموزي .... Osmotic potential

الأيونات المؤكسِدة .... Oxidizing ions

P

ثلاثي فوسفات الجلسيرول........ 3-Phosphoglycerate

فوسفات الإيريثروز 4-Phosphoerythrose

البلاستيدات........ P Plastids

الفصل اللوني الورقي .... Paper Chromatography

النقل غير النشيط........ Passive transport

البكتين .... Pectin

تحويلة البنتوز .... Pentose Shunt

السكريات خماسية الكربون .... Pentoses

ألياف اللحاء .... Phloem fibers

ملء اللحاء........ Phloem loading

Plasmalemma .... الغشاء البلازمي

Plasmodesmata .... الوصلات البلازمية

Polarity .... قطبية

Polymers .... بوليمرات

Polyploidy .... متعدد الصبغيات

Polysaccharides .... عديدات السكريات

Potometers .... البوتوميترات

P-protein bodies .... الأجسام البروتينية

P-protein, tubules and filaments .... بروتينات اللحاء الأنبوبية والخيطية

Pressure Flow Hypothesis .... فرضية تدفق الضغط

Primary Active transport .... النقل النشط تلابتدائي

Primary phloem parenchyma .... خلايا اللحاء الابتدائي البرنشيمية

Primary thickening meristem .... النسيج الإنشائي للتغلظ الابتدائي

Promoter .... منشط

Protophloem .... لحاء ابتدائي أولي

Pumps .... مضخات

PVX .... فيروسات البطاطس

Pyranose .... البيرانوز

Pyruvate .... البيروفات

R

Radioactive Tracers .... النظائر المشعة

Ray parenchyma .... البرنشيمة الشعاعية

Reaction wood .... خشب التفاعل

Recycling … إعادة تدوير

Reverse flap … الشرائح المقلوبة

Ribonucleoprotein … بروتين نووي رايبوزي

Root pressure … الضغط الجذري

Raffinose … رافينوز

Reduced ions … الأيونات المختزلة

Reducing sugars … السكريات المختزلة

Ribose … الرايبوز

Ring form … الشكل الحلقي

S

SE-CC Complex … معقد الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي (اختصار)

Semi-permeable membrane … غشاء شبه منفذ

Shaking … الهز

Short distance transport … نقل قصير المدى

Short half-life … قصير نصف العمر

Sieve cell … الخلية الغربالية

Sieve element loading … ملء العنصر الغربالي

Sieve element-companion cell complex

Sieve elements … معقد الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي / العناصر الغربالية

Sieve plates … الصفائح الغربالية

Sieve tube … الأنبوب الغربالي

Sink … المورد

Slime bodies .... الأجسام المخاطية

Sorbitol .... السوربيتول

Sorbose .... السربوز

Source .... المصدر

Specific gravity .... ثقل نوعي

Spectrophotometer .... جهاز المطياف الضوئي

Starch .... النشا

Stem-flow method .... التوازن الحراري للساق

Stereoisomers .... الفراغية الأشكال الشبيهة

Straight chains .... سلاسل مستقيمة

Strands .... جدائل (صفوف)

Strands .... خيوط

Structural P-proteins .... بروتينات اللحاء التركيبية

Sucrose-proton cotransport .... نقل البروتون-سكروز المرافق

Sugar acids .... السكرية الأحماض

Sugar alcohol .... الكحول السكري

Symplast space .... الجزء الحي

Symplastic .... نمط ملء العنصر

Symport .... النقل المتزامن

Syncytium .... موقع تركيب التغذية للطفيلي

T

Tetrahedral structure .... رباعي الأسطح

Tetroses .... السكريات رباعية الكربون

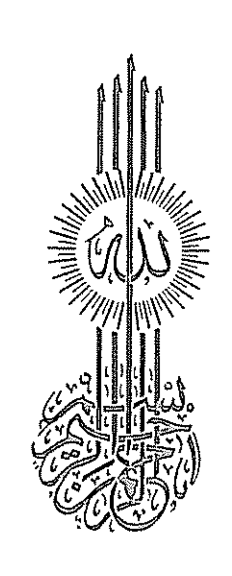
كشاف الموضوعات

الأستاذ الدكتور محمد حمد الوهيبي

- ولد في ثادق ١٣٦٠هـ (منطقة الرياض) حيث درس بها الابتدائية، ثم انتقل إلى مدينة الرياض وأكمل تعليمه الثانوي والجامعي، وحصل على درجة البكالوريوس في العلوم (النبات).
- عين معيدا في قسم النبات عام ١٣٩٢هـ، ثم ابتعث إلى الولايات المتحدة الأمريكية (ولاية واشنطن) حيث حصل على درجة الدكتوراه في فسيولوجيا النبات من جامعة ولاية واشنطن عام ١٣٩٩هـ.
- عين أستاذا مساعدا في قسم النبات عام ١٣٩٩هـ.
- رقي أستاذا مشاركا في قسم النبات والأحياء الدقيقة عام ١٤٠٤هـ، ثم رقي إلى درجة أستاذ في قسم النبات والأحياء الدقيقة عام ١٤١٦هـ.
- تولى رئاسة القسم ما بين عامي ١٤١١ و ١٤١٢هـ.
- أحيل للتقاعد في ١٤٢٠/٧/١هـ.
- تعاقد مع جامعة الملك سعود اعتبارا من ١٤٢٠/٧/١هـ.
- قام - ولا يزال - بتدريس بعض المقررات الجامعية والدراسات العليا، والإشراف على العديد من الرسائل الجامعية.
- نشر له العديد من البحوث في مجال فسيولوجيا النبات، وبخاصة النخيل.
- له عدة مؤلفات منها: علم الأحياء التكميلي (مشاركة)، التنفس، فسيولوجيا النبات العملي عدة طبعات (مشاركة)، العلاقات المائية في النبات (طبعتين)، الموجز في البناء الضوئي، فسيولوجيا النبات العامة الجزء الأول (مشاركة)، شرح المصطلحات النباتية مشاركة، علم أحياء النبات (ترجمة مشاركة)، كتاب أحيائية نخلة التمر، وكتاب النبات العام العملي و التغذية المعدنية في النبات.
- حضر العديد من الندوات والمؤتمرات العلمية داخل المملكة وخارجها.
- عضو في العديد من الجمعيات العلمية.
- رئيس التحرير لإصدارات الجمعية السعودية لعلوم الحياة (٧ و ٨ و ٩).
- عمل محررا رئيسا في الموسوعة العربية الدولية (نبات).

الأستاذ الدكتور: محمد بن عمر عبدالله باصلاح

- من مواليد مكة المكرمة سنة ١٣٦٦ هـ.
- تلقى تعليمه الأبتدائي والمتوسط والثانوي بمكة المكرمة ثم التحق بجامعة الرياض (جامعة الملك سعود حالياً).
- حصل على درجة البكالوريوس في النبات والكيمياء سنة ١٣٩٠هـ.
- عمل معيداً بقسم النبات - كلية العلوم - جامعة الملك سعود خلال الفترة من ١٣٩٠ - ١٣٩٢هـ.
- حصل على درجة الدكتوراه في فسيولوجيا النبات من جامعة شيفلد ببريطانيا سنة ١٣٩٨هـ (١٩٧٨ م).
- يدرس عدة مقررات في فسيولوجيا النبات لطلاب مرحلة البكالوريوس إضافة إلى بعض المقررات لمرحلة الدراسات العليا.
- نشر عدة أبحاث في مجال فسيولوجيا النبات خاصة تأثير منظمات النمو النباتية على إنبات بذور نخلة التمر ونمو البادرات وساهم ايضا في التأليف في مجال فسيولوجيا النبات مثل " فسيولوجيا النبات العام ، الجزء الأول والثاني و منظمات النمو النباتية والتشكل الضوئي وفسيولوجيا النمو والتميز العملي ويساهم في التحكيم و الإشراف على رسائل طلاب الدراسات العليا.
- عضو الجمعية السعودية لعلوم الحياة والجمعية السويدية لعلوم فسيولوجيا النبات.
- عمل رئيساً لقسم النبات والأحياء الدقيقة في الفترة من ١٤٠٩ - ١٤١٠هـ.



ردمك : ١-٢٠٥-٣٧-٩٩٦٠